

SÉRIE A, N° 1393

N° D'ORDRE :

2258

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES
DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Mme M.-L. LE ROUX

ASSISTANT A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE CAEN

1^{re} THÈSE. — RECHERCHES SUR LA SEXUALITÉ DES GAMMARIENS.

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le 23 juin 1933 devant la Commission d'examen.

MM. M. CAULLERY . . .	} Assesseurs.	Président.
CH. JACOB . . .		
R. COMBES . . .		

PARIS

LABORATOIRE D'ÉVOLUTION DES ÊTRES ORGANISÉS
105, BOULEVARD RASPAIL

LES PRESSES UNIVERSITAIRES DE FRANCE
49, BOULEVARD SAINT-MICHEL

1933

THESES

DE LA FACULTE DES SCIENCES
DE L'UNIVERSITE DE PARIS



Digitized by the Internet Archive
in 2026

SÉRIE A, n° 1393

N° D'ORDRE :

2258

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES
DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Mme M.-L. LE ROUX

ASSISTANT A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE CAEN

1^{re} THÈSE. — RECHERCHES SUR LA SEXUALITÉ DES GAMMARIENS.

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le juin 1933 devant la Commission d'examen.

MM. M. CAULLERY . . . *Président.*

CH. JACOB . . . } *Assesseurs.*

R. COMBES. . . }

PARIS

LABORATOIRE D'ÉVOLUTION DES ÊTRES ORGANISÉS

105, BOULEVARD RASPAIL

LES PRESSES UNIVERSITAIRES DE FRANCE

49, BOULEVARD SAINT-MICHEL

1933

FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

MM.

Doyen..... C. MAURAIN, *Professeur*, Physique du globe.
Doyen honoraire.... M. MOLLIARD.

Profess. honoraires.. { H. LE CHATELIER. LÉON BRILLOUIN.
 H. LEBESGUE. A. DEREIMS.
 A. FERNBACH. EMILE PICARD.
 A. LEDUC. RÉMY PERRIER.

<i>Professeurs</i>	E. GOURSAT..... Analyse supérieure et algèbre supér. P. JANET..... Electrotechnique générale. F. WALLERANT... Minéralogie. P. PAINLEVÉ..... Mécanique anal. et mécanique céleste M. CAULLERY..... Zoologie (Evolution des êtres organisés) EMILE BOREL..... Calcul des probabilités et phys. mathém. H. ABRAHAM..... Physique. M. MOLLIARD..... Physiologie végétale. E. CARTAN..... Géométrie supérieure. GABRIEL BERTRAND Chimie biologique. JEAN PERRIN..... Chimie physique. L. LAPICQUE..... Physiologie générale. M^{me} P. CURIE..... Physique générale et radioactivité. G. URBAIN..... Chimie générale. L. MARCHIS..... Aviation. E. VESSIOT..... Théorie des fonct. et théorie des transf. A. COTTON..... Physique générale. J. DRACH..... Application de l'analyse à la géométrie. CHARLES FABRY... Physique. R. LESPIEAU..... Théories chimiques. P. PORTIER..... Physiologie comparée. CHARLES PÉREZ... Zoologie. E. BLAISE..... Chimie organique. P.-A. DANGEARD.. Botanique. LÉON BERTRAND.. Géolog. structurale et géolog. appliquée. E. RABAUD..... Biologie expérimentale. G. JULIA..... Calcul différentiel et calcul intégral. PAUL MONTEL..... Mécanique rationnelle. V. AUGER..... Chimie appliquée. P. WINTREBERT.. Anatomie et histologie comparées. O. DUBOSQ..... Biologie maritime. EUGÈNE BLOCH... Physique théorique et phys. céleste. L. LUTAUD..... Géogr. physique et géol. dynamique. HENRI VILLAT... Mécanique des fluides et applications. CH. JACOB..... Géologie. P. PASCAL..... Chimie minérale. E. ESCLANGON... Astronomie. H. BENARD..... Mécanique expérimentale des fluides. C. MAUGUIN..... Minéralogie. L. BLARINGHEM.. Botanique. A. GUILLIERMOND. Botanique (P. C. N.). A. DENJOY..... Mathématiques générales. A. DUFOUR..... Physique (P. C. N.). H. BÉGHIN..... Mécanique physique et expérimentale. De BROGLIE..... Théories physiques.
---------------------------------	--

E. PÉCHARD..... Chimie (Ens. P.C.N.) A. GUILLET..... Physique. M. GUICHARD... Chimie minérale. A. MICHEL-LEVY Pétrographie. H. MOUTON..... Chimie physique. L. DUNOYER... Optique appliquée. M. JAVILLIER... Chimie biologique. ROBERT-LÉVY... Zoologie. A. DEBIERNE... Radioactivité. E. DARMOIS... Physique. G. BRUHAT..... Physique. F. PICARD..... Zool. (Év. êtres org.) L. JOLEAUD... Paléontologie. M. FRECHET... Calcul des probab. et phys. math. M^{me} RAMART-LUCAS Chimie organ.	FOCH..... Méc. exp. des fluides. PAUTHENIER... Physique (P. C. N.). VILLEY..... Méc. phys. et expér. LABROUSTE... Physique du Globe. FREUNDLER... Chimie (P. C. N.). PRENANT..... Zoologie. P. JOB..... Chimie générale. CHRETIEN... Optique appliquée. G. BOHN..... Zoologie (P. C. N.). R. COMBES... Sc. Natur. (P. C. N.). GARNIER..... Mécán. Rationnelle. PERES..... Mécán. des fluides. LAUGIER..... Physiologie générale. TOUSSAINT... Techn. aéronautique. HACKSPILL... Chimie (P. C. N.). M. CURIE..... Physique (P. C. N.).
--	---

Secrétaire..... A. PACAUD
Secrétaire honoraire... D. TOMBECK



RECHERCHES

sur

LA SEXUALITÉ DES GAMMARIENS

Croissance. Reproduction.

Déterminisme des caractères sexuels secondaires.

SOMMAIRE

	Pages
INTRODUCTION	3
PREMIÈRE PARTIE. — QUELQUES POINTS DE LA BIOLOGIE DU <i>GAMMARUS DUEBENI</i> LILLJ.	9
CHAPITRE I. — MUE ET CROISSANCE	9
1) <i>Processus de la mue.</i>	9
2) <i>Les mues au cours du développement post-embryonnaire et étude comparée de la croissance dans les deux sexes.</i> . . .	13
CHAPITRE II. — LA REPRODUCTION.	24
1) <i>Appareil reproducteur : a) appareil génital femelle ; b) appareil génital mâle.</i>	24
2) <i>Les phénomènes externes de la reproduction : a) appariage, mue de la femelle, émission du sperme et ponte ; b) les sécrétions muqueuses, leur formation et leur rôle ; c) pontes sans appariage ; d) essais de croisements entre individus d'espèces différentes.</i>	29
3) <i>Place et durée de quelques-uns des phénomènes cytologiques de la reproduction : a) divisions de maturation ; b) fécondation et première division de segmentation.</i>	40
CHAPITRE III. — ÉVOLUTION DE L'ŒUF DANS LA CHAMBRE INCUBATRICE .	47
1) <i>Modifications dans la forme et les dimensions de l'œuf ; nombre des œufs, durée du développement embryonnaire.</i> . .	47
2) <i>Membranes embryonnaires et éclosion.</i>	49

	Pages
DEUXIÈME PARTIE. — RECHERCHES SUR LE DÉTERMINISME DES CARACTÈRES SEXUELS SECONDAIRES CHEZ QUELQUES GAMMARIENS	59
CONSIDÉRATIONS PRÉLIMINAIRES. — LA QUESTION DU DÉTERMINISME DES CARACTÈRES SEXUELS SECONDAIRES CHEZ LES CRUSTACÉS.	59
CHAPITRE IV. — LE DIMORPHISME SEXUEL CHEZ LES GAMMARIENS	65
1) <i>Différences sexuelles portant sur la présence d'organes propres à chaque sexe</i>	65
2) <i>Différences sexuelles portant sur des organes présents dans les deux sexes : a) différences morphologiques ; b) dysharmonies de croissance et dimorphisme sexuel</i>	68
3) <i>Différences sexuelles portant sur la croissance totale du corps.</i>	74
CHAPITRE V. — LA CASTRATION EXPÉRIMENTALE DES FEMELLES DE <i>GAMMARUS DUEBENI</i> ET SA RÉPERCUSSION SUR LE DÉVELOPPEMENT DES CARACTÈRES SEXUELS SECONDAIRES	78
1) <i>Technique.</i>	78
2) <i>Développement et évolution des oostégites : a) chez des femelles normales ; b) chez des femelles irradiées</i>	80
3) <i>Le taux de croissance des variants sexuels chez des individus normaux et des femelles irradiées</i>	85
4) <i>Forme et ornementation des variants sexuels chez des individus normaux et des femelles irradiées</i>	107
CHAPITRE VI. — PARASITISME ET CARACTÈRES SEXUELS SECONDAIRES CHEZ <i>GAMMARUS PULEX</i> L.	111
1) <i>Le parasite et son action sur l'hôte</i>	111
2) <i>L'évolution des oostégites chez les femelles parasitées.</i>	112
3) <i>Le taux de croissance des variants sexuels chez des individus normaux et parasités</i>	113
CHAPITRE VII. — INTERPRÉTATION DES RÉSULTATS ET CONCLUSIONS.	120
1) <i>Le déterminisme de la formation des oostégites et des soies ovigères</i>	120
2) <i>Le mécanisme de la différenciation des variants sexuels</i>	124
RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS GÉNÉRALES	131
INDEX BIBLIOGRAPHIQUE	136

INTRODUCTION

Sur les indications de mon Maître, M. le Professeur L. MERCIER, j'ai entrepris l'étude des Amphipodes Gammariens de la région du Calvados. Au cours de mes recherches, je me suis familiarisée avec la détermination des espèces et j'ai été conduite, après avoir observé leur comportement dans la nature, à faire des essais d'élevage au laboratoire. Une espèce habitant l'eau saumâtre : *Gammarus Duebeni* LILLJ., s'est montrée particulièrement favorable à ce point de vue. Au cours de l'élevage de cette espèce, j'ai fait un certain nombre d'observations relatives à la croissance, à la reproduction et à l'évolution de l'œuf dans la chambre incubatrice ; j'ai pu ainsi préciser de nombreux points encore mal connus et compléter nos connaissances sur ces sujets. Ces observations sont exposées dans la première partie du présent mémoire.

Dans la seconde partie, j'ai effectué une étude du déterminisme des caractères sexuels secondaires chez les Gammariens. La facilité avec laquelle *G. Duebeni* s'élève au laboratoire, jointe à la connaissance de sa biologie, m'ont permis d'utiliser cette espèce pour aborder expérimentalement ce problème en réalisant la castration des individus par irradiation au bromure de Radium. J'ai effectué ensuite une série d'observations sur les effets du parasitisme en rapport avec la différenciation des caractères sexuels secondaires, chez une espèce proche parente, mais habitant l'eau douce : *Gammarus pulex* L. La confrontation des résultats obtenus au cours des recherches expérimentales et de ceux qui proviennent de l'observation des individus parasités m'a permis de tirer des conclusions sur le déterminisme des caractères sexuels secondaires chez les Gammariens. Je dois signaler en outre, que cette seconde partie du mémoire est une application des lois relatives aux phénomènes de dysharmonie de croissance à l'étude du problème du déterminisme des caractères sexuels secondaires dans ce groupe.

Ces recherches ont été poursuivies au Laboratoire de Zoologie de la Faculté des Sciences de Caen et au Laboratoire de Luc-sur-Mer.

Je tiens à exprimer ici ma profonde reconnaissance à mon Maître, M. le Professeur L. MERCIER, qui a suivi de près cette étude

et qui n'a cessé de m'aider de ses conseils et de ses encouragements bienveillants. C'est grâce aux facilités de travail qu'il m'a toujours accordées, dans son laboratoire, que mes recherches ont pu être menées à bien.

Je ne saurais oublier avec quelle amabilité l'éminent spécialiste des Amphipodes M. ED. CHEVREUX, aujourd'hui disparu, a bien voulu m'initier à la détermination des espèces de ce groupe et j'adresse un souvenir respectueux à sa mémoire.

Que M. le Professeur GRAVIER veuille bien trouver ici l'expression de mes sentiments de respectueuse gratitude pour le bon accueil qu'il m'a toujours réservé et pour l'intérêt qu'il n'a cessé de porter à mes recherches.

Je remercie aussi très vivement M. FAGE qui s'est intéressé tout particulièrement à mon travail et auquel je dois plus d'un renseignement et plus d'une intéressante suggestion.

M. le Professeur CAULLERY a bien voulu accepter de juger ma thèse ; il a eu l'obligeance de mettre à ma disposition, depuis plusieurs années, les documents recueillis par J. BONNIER sur des Amphipodes de diverses provenances. Je lui en exprime ici, ma vive reconnaissance. Je lui dois aussi des remerciements, ainsi qu'à M. le Professeur RABAUD, pour avoir bien voulu réserver à mon mémoire une place dans le *Bulletin Biologique de la France et de la Belgique*.

Enfin, j'adresse tous mes remerciements à M. le Docteur GOSSELIN, de Caen, qui a mis aimablement à ma disposition les tubes de bromure de Radium qui ont servi à mes expériences.

Technique d'élevage.

La plus grande partie des observations qui font l'objet de ce travail ont été effectuées au cours de l'élevage d'une espèce de Gammarien d'eau saumâtre, *Gammarus Duebeni* LILL. Il est toujours facile de se procurer un matériel abondant pendant toute l'année dans le canal de Caen à la Mer et cette espèce se prête bien à l'élevage au laboratoire. Elle présente en outre l'avantage d'avoir des téguments transparents permettant de suivre l'évolution de certains organes internes, en particulier des glandes génitales, sans avoir recours à la dissection.

Dans le canal de Caen à la Mer, *G. Duebeni* vit dans une eau dont la teneur en sel peut varier de 1 à 4 grammes par litre. C'est de la station « Pont de Bénouville », où l'eau du canal titre en moyenne 3 gr. 56 de chlorures par litre, que proviennent tous les animaux qui ont servi à mes élevages. Au laboratoire, cette espèce s'élève parfaitement dans un mélange formé environ de 100 centimètres cubes d'eau de mer ⁽¹⁾ et 900 centimètres cubes d'eau douce, ce qui correspond à une moyenne de 3 à 3 gr. 5 de chlorures par litre. Pour l'élevage d'individus adultes, il faut utiliser environ un volume de 500 centimètres cubes de ce mélange et le renouveler une fois par 24 heures. Une des conditions indispensables à la réussite des élevages est une bonne aération du mélange. Les récipients employés sont des vases de verre cylindriques de 10 à 20 centimètres de hauteur et tels que le diamètre soit de l'ordre de la moitié de la hauteur. Il est nécessaire en effet que la surface en contact avec l'air soit suffisante pour l'aération de l'eau et cependant qu'elle ne soit pas trop grande pour éviter une évaporation trop intense et la concentration du mélange.

Après plusieurs essais, j'ai adopté une alimentation mixte, ver de terre et feuille morte. Tous les matins, un ver de terre (*Lumbricus* ou *Allobophora*) était incisé longitudinalement et le tube digestif enlevé ; puis, la paroi du corps était soigneusement débarrassée du mucus et divisée en fragments de 1 à 2 millimètres de côté. Chacun de ces fragments correspond à la ration journalière d'un individu ; les Gammarens sont très friands de cette nourriture et se précipitent sur le morceau de ver mis à leur portée. Dès qu'ils ont terminé leur repas, il est indispensable de retirer les déchets afin d'éviter leur décomposition dans l'eau. Un fragment de feuille morte de 1 centimètre carré environ était placé dans chaque récipient et remplacé toutes les semaines par un fragment neuf. En général, je me suis servie de feuilles de platane récoltées à l'automne, lavées et séchées, que je mettais à tremper dans de l'eau douce pendant une journée, avant de les employer. On peut élever des *G. Duebeni* en les nourrissant uniquement de feuilles mortes, mais la croissance est lente, les mues assez espacées et la mortalité élevée. Si on les nourrit exclusivement de ver de terre, la croissance

(1) L'eau de mer employée était prélevée par bonbonnes de 10 litres, au large de Luc-sur-Mer, par temps calme, au fur et à mesure des besoins.

s'accélère, les mues se rapprochent et la mortalité diminue. Mais j'ai reconnu que c'est le régime alimentaire mixte : ver de terre et feuille morte, qui donne les meilleurs résultats. D'ailleurs, même si on leur donne du ver de terre en excès, les Gammares continuent à dévorer la feuille morte, comme en témoignent leurs déjections.

Les individus en observation doivent être isolés, un individu ou au plus un couple par cristalliseur car, même bien nourris, les Gammares se dévorent entre eux, ceux qui viennent de muer étant la proie des autres.

Si certaines observations peuvent être effectuées à partir d'animaux prélevés dans la nature et mis en élevage au laboratoire, d'autres nécessitent l'examen de séries d'exuvies et il est alors nécessaire d'élever des individus depuis l'éclosion jusqu'à l'état adulte. Il est très difficile d'obtenir des séries complètes de mues car le Gammarus qui vient de muer dévore souvent et presque aussitôt son exuvie. A ce sujet, j'ai eu l'occasion d'observer, à plusieurs reprises, que ce sont toujours les mêmes individus qui dévorent leurs mues alors que d'autres ne les détruisent jamais. Des animaux mal nourris mangent plus fréquemment leurs exuvies mais, ainsi que j'ai pu m'en assurer, un excès de nourriture n'empêche pas les individus qui en ont l'habitude de détruire leurs exuvies. C'est pour cette raison que E. W. SEXTON (1924, p. 350) signale, à propos de ses élevages de *Gammarus Chevreuxi* SEXTON, l'impossibilité d'obtenir une série complète d'exuvies pour un seul individu. En effet cet auteur, sur 3.000 mues, n'a pu obtenir une série parfaite provenant d'un seul et même individu. J'ai obtenu cependant de meilleurs résultats dans mes élevages. La méthode employée est la suivante :

Quelques femelles de *G. Duebeni* de grande taille, présentant une chambre incubatrice remplie d'œufs prêts à éclore sont choisies dans un lot de Gammares récolté le matin même dans le canal de Caen à la Mer et isolées dans des cristallisoirs. Un ou deux jours après, des jeunes commencent à sortir du marsupium de quelques-unes d'entre elles. La femelle présentant la portée la plus nombreuse et la plus avancée en développement est mise à part et les jeunes isolés, dès leur sortie de la chambre incubatrice, à raison de un par cristalliseur. En général, en deux jours la chambre incubatrice est vide et 70 à 80 jeunes de la même portée sont mis en observation. Dès ce moment, tous les jours, autant que possible après le repas, l'eau des récipients est renouvelée et les vases sont soigneu-

sement nettoyés. Il reste alors à recueillir les mues, à mesure qu'elles se produisent, en notant leur état et les dates auxquelles elles ont été éliminées. Toutes les mues d'un même animal sont placées dans un tube contenant de l'alcool à 70°.

Mes élevages se sont poursuivis à la température du laboratoire, c'est-à-dire entre 13° et 20° C. suivant la saison. En prenant toutes les précautions voulues pour la préparation de la nourriture et la propreté des récipients j'ai obtenu, en 1927, pour un élevage de 60 individus, 5 séries complètes concernant 3 mâles (nos 11, 33, 57) et 2 femelles (nos 36 et 44) et comprenant chacune de 11 à 13 exuvies. Un nouvel élevage poursuivi en 1931 sur un nombre égal d'individus m'a donné 4 séries complètes concernant 3 mâles (nos 132, 167, 182) et 1 femelle (n° 175) et comprenant chacune de 11 à 14 exuvies. J'ai obtenu en outre, au cours de ces élevages, 25 séries de 11 à 14 mues auxquelles manquent seulement 2 à 3 exuvies; le nombre total des exuvies recueillies est de 800 environ.

Méthode de mesure.

Au cours de mes recherches, j'ai dû effectuer un assez grand nombre de mesures, soit sur des exuvies, soit sur des individus entiers; dans chaque cas, j'ai mesuré la longueur totale du corps et la longueur de segments d'appendices. Les individus entiers de même que les exuvies sont conservés en alcool à 70° et mesurés dans le liquide conservateur.

Les mesures de la longueur totale du corps, jusqu'au stade de 6 millimètres environ et toutes les mesures de segments d'appendices ont été effectuées au microscope, grâce à un micromètre oculaire étalonné à l'aide d'un micromètre objectif, pour un objectif déterminé et tel qu'une division du micromètre oculaire corresponde à 0 mm. 0277. Les éléments à mesurer sont placés entre lame et lamelle, dans le milieu conservateur, avec des cales convenables pour éviter la compression.

Dans ces conditions, l'erreur absolue de mesure est de l'ordre d'une demi-division du micromètre oculaire. Il aurait été possible d'apprécier le 1/10° de l'écartement de deux traits du micromètre oculaire, mais il existe, pour les segments d'appendices, une incer-

titude sur la position exacte des extrémités des articles à mesurer (zones d'articulation). Je me suis donc contentée, dans mes mesures, d'une approximation de l'ordre d'une demi-division du micromètre oculaire c'est-à-dire, en valeur absolue : $\frac{0 \text{ mm. } 0277}{2}$

$\approx 0 \text{ mm. } 01385$ ce qui, dans les conditions les plus défavorables, conduit à une erreur relative inférieure à $1/8^{\circ}$, pour les segments d'appendices (la plus petite longueur mesurée étant de $0 \text{ mm. } 1108$) et inférieure à $1/137^{\circ}$ pour la longueur totale du corps (la taille totale à l'éclosion étant environ de $1 \text{ mm. } 9$). En réalité, pour la mesure de la taille totale, l'erreur est plus considérable et ne doit pas être inférieure à $1/100^{\circ}$. En effet, les individus entiers bien que fixés dans des conditions toujours identiques, meurent dans des positions variables qui rendent la longueur totale du corps difficile à apprécier. Les exuvies au contraire peuvent être placées toujours dans la même position et les mesures sont ainsi comparables ; mais il y a cependant une incertitude sur la mesure, du fait que la cuticule exuviale présente une certaine élasticité et que les segments du corps jouent les uns sur les autres au niveau des articulations. Cependant, avec un peu d'habitude, on peut arriver, en se plaçant autant que possible dans les mêmes conditions, à obtenir une approximation suffisante.

Pour les individus et les exuvies d'une taille supérieure à 6 millimètres les mesures de la longueur totale ont été faites sous le microscope binoculaire à l'aide d'une règle graduée en millimètres, placée sur la platine de l'appareil. L'approximation doit être alors de l'ordre de $1/5^{\circ}$ de millimètre, certaines mesures faites dans des conditions particulièrement favorables sont données à $1/10^{\circ}$ de millimètre près. L'erreur relative possible, dans les conditions les plus défavorables n'a donc jamais dépassé $1/30^{\circ}$.

Il faut d'ailleurs remarquer, ainsi que nous le verrons par la suite, que les nombres qui conduisent à des conclusions intéressantes sont ceux que l'on obtient à partir d'un stade de croissance correspondant à une taille de 7 millimètres environ ; ce qui, dans les conditions toujours les plus défavorables, conduit à une approximation de $\frac{0,01385}{0,4432} = 1/32^{\circ}$ pour les segments d'appendices ($0 \text{ mm. } 4432$ est la longueur du propode du gnathopode I d'une ♀ de 7 millimètres) et de $\frac{0,2}{7} = 1/35^{\circ}$ pour la taille totale.

PREMIÈRE PARTIE

QUELQUES POINTS DE LA BIOLOGIE DU *GAMMARUS DUEBENI* LILLJ.

CHAPITRE PREMIER

MUE ET CROISSANCE

1. Processus de la mue.

On sait que, chez les Gammariens, la cuticule n'est extensible que dans de faibles limites et que la croissance se fait grâce à des mues.

SP. BATE (1863) indique qu'au moment de la mue, la chitine se rompt suivant la ligne d'union du bord postérieur du céphalon avec le bord antérieur du premier segment du péréion; puis ensuite latéralement, le long des trois segments antérieurs du péréion déterminant ainsi la formation d'un couvercle qui permettra à l'animal de quitter ses vieux téguments. L'auteur précise encore que la portion postérieure du corps avec les appendices correspondants sort tout d'abord, après quoi la tête et les appendices antérieurs se dégagent à leur tour et l'animal se trouve ainsi libéré de l'exuvie. DELLA VALLE (1893) reconnaît que la rupture de la cuticule est plus importante que ne le supposait BATE et qu'elle intéresse latéralement tous les segments du péréion, mais il suppose que l'animal peut commencer indifféremment à libérer de l'exuvie en premier lieu la tête et la partie antérieure du thorax avec les appendices correspondants et en dernier lieu la partie postérieure

ou vice-versa. Son opinion est basée sur les deux observations suivantes :

1° Une femelle de *Gammarus pungens* M. EDW. surprise par l'auteur à la fin de sa mue avait toute la moitié antérieure du corps délivrée de sa cuticule exuviale.

2° Une femelle de *Microdeutopus gryllotalpa* A. COSTA libérée entièrement portait encore sa mue attachée à ses antennes.

Dans son important travail sur la mue et la croissance du *Gammarus Chevreuxi*, E. W. SEXTON (1924) indique que, au moment de la mue, la tête et les gnathopodes sont d'abord libérés puis qu'il y a un court repos après lequel toute la région postérieure du corps se libère à son tour. L'auteur ajoute que, chez les jeunes, cette dernière opération est très courte et dure une seconde à peine, alors que chez les animaux plus âgés, elle dure plus longtemps.

J'ai réussi à observer plusieurs fois le phénomène de la mue chez des femelles adultes de *Gammarus Duebeni*. L'approche du moment de la mue est beaucoup plus facile à discerner chez les femelles que chez les mâles. En effet, chaque ponte est précédée d'une mue, elle-même précédée d'un appariage plus ou moins long qui constitue une première indication de l'approche du rejet de l'exuvie. D'autre part, chez cette espèce, la cuticule est relativement transparente, ce qui permet de se rendre compte de l'état de maturité des ovocytes et par suite de voir si la ponte et par conséquent la mue sont imminentes. Enfin, l'approche de la mue est également indiquée par la coloration plus foncée du corps de l'animal. Il suffit donc de récolter un lot de *G. Duebeni*, de mettre à part les couples et d'observer ceux dont les femelles de couleur plus accusée présentent les ovocytes les plus développés.

La mue se produit en général la nuit ⁽¹⁾; cependant il peut arriver que quelques femelles muent au crépuscule ou tout à fait exceptionnellement au cours de la journée. Je n'insisterai pas sur les préliminaires de la mue des *Gammarus* qui ont été décrits, chez différentes espèces, tout d'abord par DELLA VALLE (1893, pp. 274-279), puis par BLEGVAD (1922, pp. 32-33) et enfin plus en détail par E. W. SEXTON (1924, pp. 348-349). Les observations de ce dernier auteur relatives à *Gammarus Chevreuxi* correspondent

(¹) E. W. SEXTON (1924) a également observé que la mue des ♀ de *G. Chevreuxi* s'effectue la nuit.

sensiblement à celles que j'ai pu faire pour *G. Duebeni*. Deux ou trois heures avant la mue, le ♂ et la ♀ du couple en observation commencent à effectuer une série de mouvements périodiques. Le ♂ frotte ses uropodes le long de la face dorsale de l'urosome et du pléon de la femelle, ce qui paraît faciliter le décollement de la cuti-

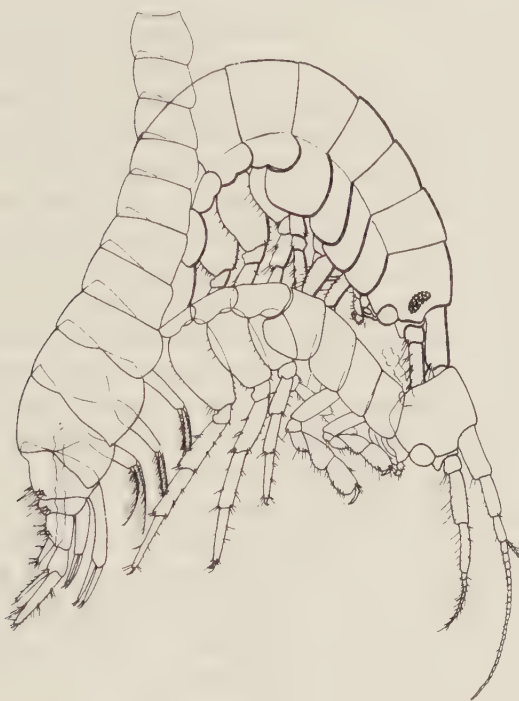


Fig. 1. — *G. Duebeni*. Mue d'une femelle (demi-schématique).

cule de celle-ci. La ♀ rapproche sa tête de son urosome en bombant la région dorsale de son péréion puis se détend brusquement ce qui a pour effet, à un moment donné, de provoquer la rupture de la cuticule.

La rupture de la cuticule se produit, chez *G. Duebeni*, comme chez tous les Gammariens, au niveau de l'articulation du bord postérieur du céphalon avec le bord antérieur du premier segment du péréion, puis se prolonge latéralement des deux côtés, au niveau

où les épimères s'unissent aux lames dorsales de tous les segments du péréion.

Quant au processus de sortie de l'animal de l'exuvie, on a vu précédemment que les auteurs admettent que ce phénomène se produit en deux temps : la tête et la région antérieure du péréion avec les appendices correspondants sortiraient d'abord, puis après un court instant d'arrêt la région postérieure serait libérée à son tour ou inversement. Or, j'ai observé que les femelles adultes de *G. Duebeni* dégagent en un seul temps, de leur exuvie, la moitié antérieure et la moitié postérieure de leur corps avec tous leurs appendices et que l'opération ne dure pas plus de 10 secondes. Pendant ce court instant, leur corps est ployé d'une façon très caractéristique en forme de V renversé. On peut se faire une idée exacte de ce processus par l'examen de la figure 1. J'ai eu cependant l'occasion d'observer quelques individus ♂ ou ♀, en train de muer dont la région antérieure du corps était libérée alors que la région postérieure était encore engagée dans l'exuvie. Mais je considère ce processus de mue comme anormal et ne se manifestant que chez des individus malades ou affaiblis. En effet, dans ce cas, l'animal meurt peu de temps après la mue ou même parfois au cours de celle-ci. La mue du ♂ ne diffère pas de la mue de la ♀ mais il est plus difficile de repérer le moment où elle va s'effectuer.

L'examen de l'exuvie, soit d'un ♂ soit d'une ♀ de *G. Duebeni*, permet de se rendre compte de l'existence de points de rupture de la cuticule autres que ceux mentionnés précédemment. Pour les deux paires de gnathopodes la chitine se rompt suivant toute la longueur des trois articles : basal, ischial et méral et sur la face interne des plaques coxales correspondantes, au niveau de leur bord postérieur. Pour les 3^e et 4^e paires de péréiopodes, l'article basal est fendu, mais seulement sur le tiers proximal de son bord postérieur ; la fente se prolonge sur la face interne des plaques coxales correspondantes. Enfin la cuticule des 5^e, 6^e et 7^e paires de péréiopodes demeure intacte ; seules, les plaques coxales correspondantes sont rompues le long de leur bord postérieur sur la face interne de chacune d'elles. La tête, avec toutes les pièces buccales et les antennes se dégage sans rompre la cuticule. Le pléon avec les pléopodes, l'urosome avec les uropodes I et II et le telson se dégagent de même de la cuticule exuviale. Mais on observe une fente longitudinale sur la face interne de l'article basal de l'uropode III.

Les branchies se dégagent de l'exuvie par une fente longitudinale du pédoncule ; enfin, chez les femelles, les oostégites se dégagent grâce à une fente perpendiculaire à leur zone d'insertion.

2. Les mues au cours du développement post embryonnaire
et étude comparée de la croissance dans les deux sexes.

Les jeunes *G. Duebeni* qui viennent de sortir de l'œuf, ne quittent pas immédiatement le marsupium. Ils ne l'abandonnent qu'au bout de 2 ou 3 jours, peu de temps avant que la femelle effectue une nouvelle mue. Pendant ce court séjour dans la chambre incubatrice, après l'éclosion, je me suis assurée que les jeunes *G. Duebeni* ne subissent pas de mue, contrairement au fait observé par E. W. SEXTON (1924, p. 334) pour une espèce littorale, *Gammarus* sp. dont les jeunes effectuent une ou deux mues dans la chambre incubatrice de la mère. Quelques jours après la sortie du marsupium, les jeunes Gammares subissent leur première mue. Cette mue ne se produit pas exactement en même temps pour tous les individus d'une même portée, elle a lieu en général de 7 à 10 jours après la sortie de la chambre incubatrice. Les intervalles qui séparent les mues suivantes sont aussi de longueur variable, bien que les conditions d'élevage soient les mêmes pour tous les individus. Ceci est dû, vraisemblablement, au fait que les Gammares n'absorbent pas tous la même quantité de nourriture. D'ailleurs, les variations des intervalles qui séparent les mues ne s'écartent pas de certaines limites. C'est ainsi par exemple, que pour mon élevage de 1927 commencé en mars à une température de 13°C., les intervalles entre les 10 premières mues ont été en moyenne de 6 à 8 jours et sont passés de 8 à 11 jours entre la 10^e et la 11^e mue et de 10 à 15 jours entre la 11^e et la 12^e mue. J'ai effectué un second élevage en 1931 ; ce dernier, commencé au mois de mai à une température de 15°C., m'a donné les résultats suivants : l'intervalle de temps séparant les deux premières mues est de 7 à 8 jours, puis les exuvies sont éliminées à peu près régulièrement tous les 5 ou 6 jours jusqu'à la mue 5 et tous les 6 à 9 jours jusqu'à la mue 11. Les intervalles séparant les mues suivantes sont successivement de 9 à 15 jours entre les mues 11 et 12, de 12 à 16 jours entre les mues 12 et 13, de 13 à 17 jours entre les

mues 13 et 14 et restent ensuite voisins de 20 jours. On voit, par ces chiffres, que les intervalles séparant les mues 2 à 5 sont un peu plus courts dans le second élevage que dans le premier ; cette différence peut être attribuée au fait que ce dernier a été commencé à une température supérieure, les autres conditions de l'élevage ayant été sensiblement les mêmes.

On sait que l'accroissement d'un Arthropode se fait d'une façon discontinue et que, à chaque mue, les dimensions linéaires augmentent brusquement d'une quantité notable. Cependant, si l'Arthropode étudié n'est pas parfaitement rigide, comme c'est le cas pour les Gammariens dont les segments du corps et des appendices jouent les uns sur les autres et dont la cuticule présente une certaine élasticité, il se produit en outre une augmentation du volume du corps dans l'intervalle de deux mues. Les difficultés que présente la mesure d'un *Gammarus* vivant ne m'ont pas permis de faire la part exacte de l'accroissement qui se produit d'une part, entre deux mues et d'autre part, immédiatement après la mue, avant le durcissement du squelette chitineux, pour chaque stade du développement embryonnaire. Je me suis donc contentée

TABLEAU I

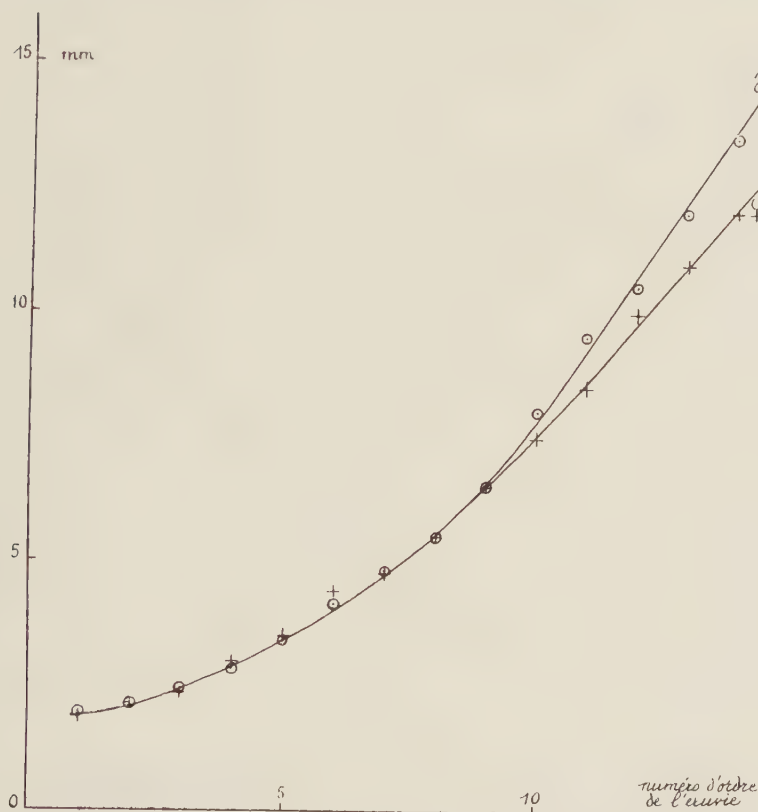
N° d'ordre de la mue	♀ 165		♀ 175		♂ 156		♂ 174	
	T	A	T	A	T	A	T	A
1	1,9	0	1,9	0	2	0	1,85	0
2	2,07	6	2,16	8	2,16	9	2,07	9
3	2,7	13	2,46	15	2,49	16	2,49	16
4	»	21	3	21	2,85	23	2,82	22
5	»	27	3,5	26	3,4	28	3,4	28
6	»	»	4,43	32	4,15	33	4,15	33
7	4,54	39	4,8	39	4,75	39	4,87	39
8	»	45	5,5	45	5,5	44	»	44
9	6	51	6,5	53	6,5	50	7	50
10	7	56	7,5	60	8	57	8	56
11	8	63	8,5	68	9,5	65	9,5	64
12	10	71	10	77	10,5	75	10,5	74
13	11	80	11	90	12	90	12	88
14	11,5	94	12 *	104	13,5 *	105	13 *	102

Gammarus Duebeni. Elevage de 1931.

T = longueur de l'exuvie, mesurée en millimètres.

A = âge de l'animal, en jours.

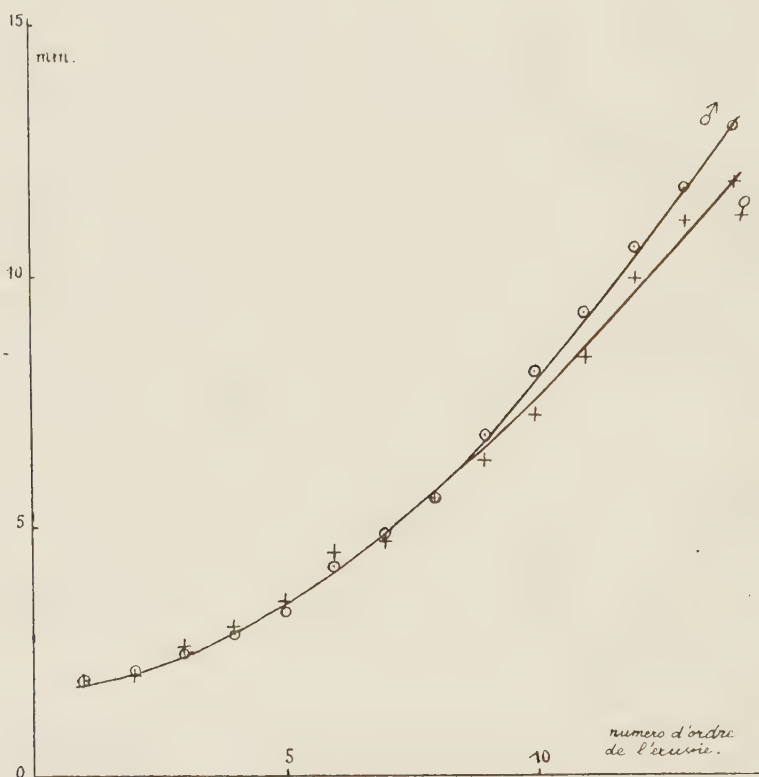
de mesurer la longueur totale d'exuvies provenant d'individus des deux sexes, élevés dans les mêmes conditions, la mesure étant faite depuis le sommet du céphalon jusqu'au bord postérieur de l'uro-some. Je donne à titre d'exemple, dans le tableau I, les nombres



Graphique 1. — *G. Duebeni*. Croissance d'un mâle et d'une femelle de la 1^{re} à la 14^e mue (♂ 156 et ♀ 175) ; ♂♂ mâle, ++ femelle.

obtenus pour deux femelles et deux mâles provenant de mon élevage de 1931. Sur ce tableau, les exuvies successives sont numérotées par ordre chronologique, 1, 2, 3, etc., et leurs longueurs portées dans la colonne T. La date de l'éclosion et les dates des mues successives m'ont permis de déduire l'âge des individus correspondant à chaque longueur d'exuvie. A ce sujet, une remarque

s'impose : lorsqu'un individu est prêt à muer, la cuticule est distendue par l'augmentation du volume du corps ; aussitôt après la mue, elle reprend ses dimensions primitives. On peut donc considérer que la longueur de l'exuvie représente la taille de l'animal immédiatement après la mue précédente et l'accroissement qui lui

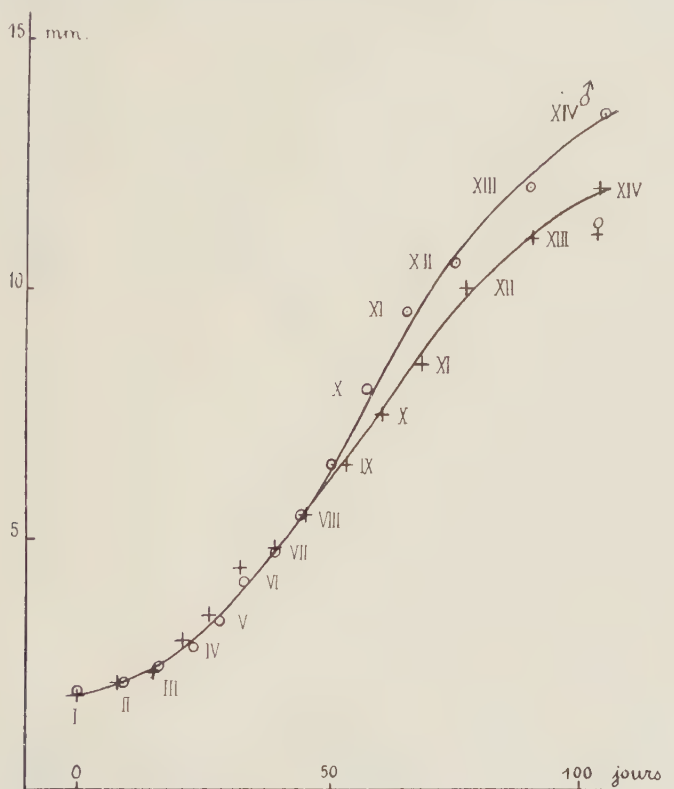


Graphique 2. — *G. Duebeni*. Croissance d'un lot de mâles et de femelles de la 1^{re} à la 14^e mue ; ○○ moyennes des tailles pour les mâles ; ++ moyennes des tailles pour les femelles (♂♂ 130, 156, 173, 174, 183 ; ♀♀ 175, 165, 161).

est consécutif. Ceci revient à dire par exemple que la longueur de la première exuvie représente la taille de l'animal au sortir de l'œuf (âge 0). Dans la colonne A du tableau I, j'ai donc porté l'âge de l'animal pour une taille correspondant à la longueur de l'exuvie mesurée et non l'âge auquel cette exuvie a été éliminée. Les asté-

risques indiquent que la mesure a porté sur l'individu entier et non sur l'exuvie.

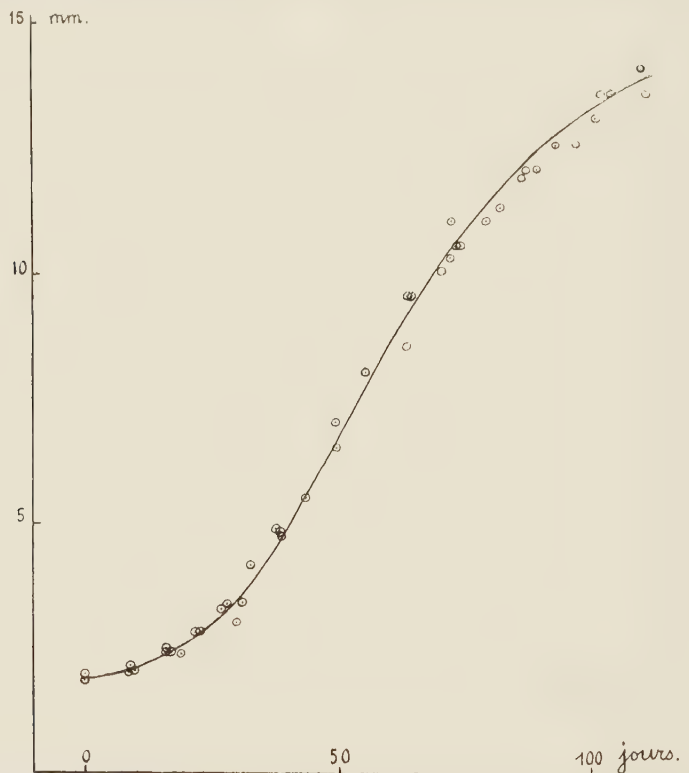
Si l'on compare les nombres obtenus pour des individus de même sexe, provenant de la même portée et élevés dans des conditions aussi semblables que possible, on constate que, pour un



Graphique 3. — *G. Duebeni*. Croissance d'un mâle et d'une femelle en fonction du temps (♂ 156, ♀ 175) ; ○♂ mâle ; ++ femelle). En chiffres romains le numéro d'ordre des exuvies mesurées.

stade donné, la longueur des exuvies peut présenter de petites variations. En dehors de celles-ci, il faut remarquer qu'une différence plus importante existe, à partir d'un stade déterminé, entre les longueurs des exuvies de même ordre des mâles et des femelles. Des graphiques sont établis, en portant en ordonnées les longueurs successives d'un mâle et d'une femelle (graphique 1) ou les

moyennes des longueurs à chaque stade pour un lot de mâles et un lot de femelles ⁽¹⁾ (graphique 2) et en abscisses les numéros d'ordre des mues. Les courbes obtenues montrent que la croissance se fait à peu près de la même façon, dans les deux sexes, jusqu'à la 9^e mue ; après ce stade, l'augmentation de taille du mâle, à chaque

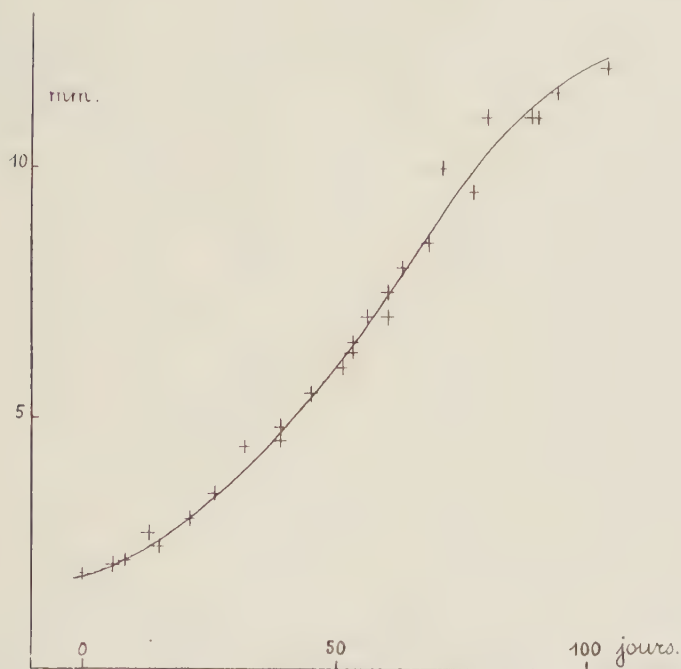


Graphique 4. — *G. Duebeni*. Croissance d'un lot de mâles en fonction du temps. De nombreux points se recouvrent complètement ($\sigma\sigma$ 130, 156, 173, 174, 183).

mue, est toujours supérieure à l'accroissement de la femelle aux mues correspondantes. Il en résulte, qu'une différence de taille apparaît dès la 10^e mue et s'accroît au cours des mues suivantes, de telle sorte, qu'au moment de la maturité génitale (13^e mue), la taille du mâle est déjà notablement supérieure à celle de la femelle.

(1) Ces moyennes sont données dans le tableau II, p. 22.

En portant sur un graphique les longueurs d'un mâle et d'une femelle aux différents stades, en fonction du temps, on constate qu'une différence dans la vitesse de croissance apparaît environ à l'âge de 50 jours (graphique 3). La superposition des courbes obtenues à partir des longueurs des exuvies successives d'un lot de mâles (graphique 4) et d'un lot de femelles (graphique 5), en fonc-



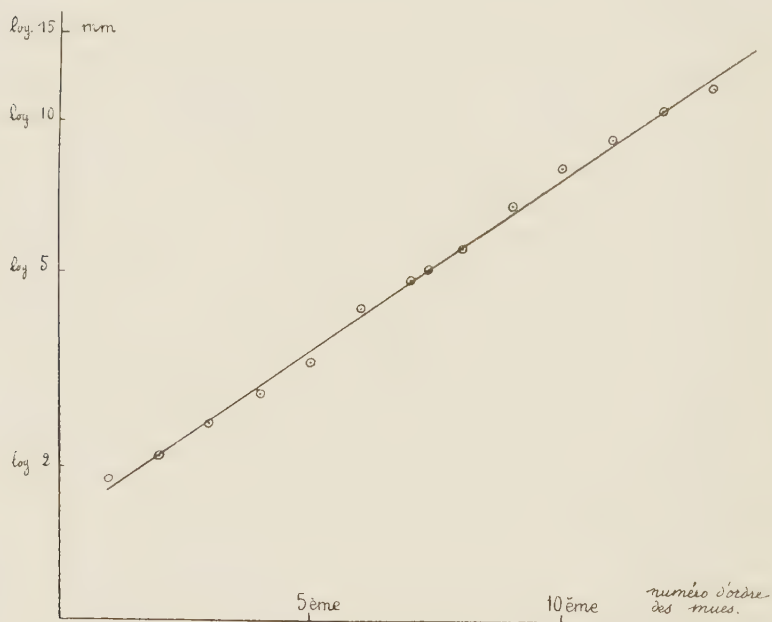
Graphique 5. — *G. Duebeni*. Croissance d'un lot de femelles en fonction du temps (♀♀ 161, 165, 175).

tion du temps, montre en outre, aux erreurs d'expérience près, qu'entre 0 et 50 jours la courbe de croissance des mâles est un peu au-dessous de celle des femelles. Il semble donc que la vitesse de croissance des mâles est tout d'abord un peu inférieure à celle des femelles jusqu'à l'âge de 50 jours et devient ensuite plus grande que chez ces dernières.

E. W. SEXTON (1924) et B. W. KUNKEL (1928) ont signalé, pour un certain nombre d'espèces de Gammariens, qu'après la maturité

génitale les femelles croissent lentement alors que la croissance des mâles est encore rapide. En ce qui concerne *G. Duebeni*, bien que la croissance se ralentisse dans les deux sexes, après la maturité génitale, la vitesse de croissance du mâle reste supérieure à celle de la femelle.

Les courbes obtenues en portant en abscisses les numéros d'ordre des mues ont une allure exponentielle. Celles qui ont été obtenues

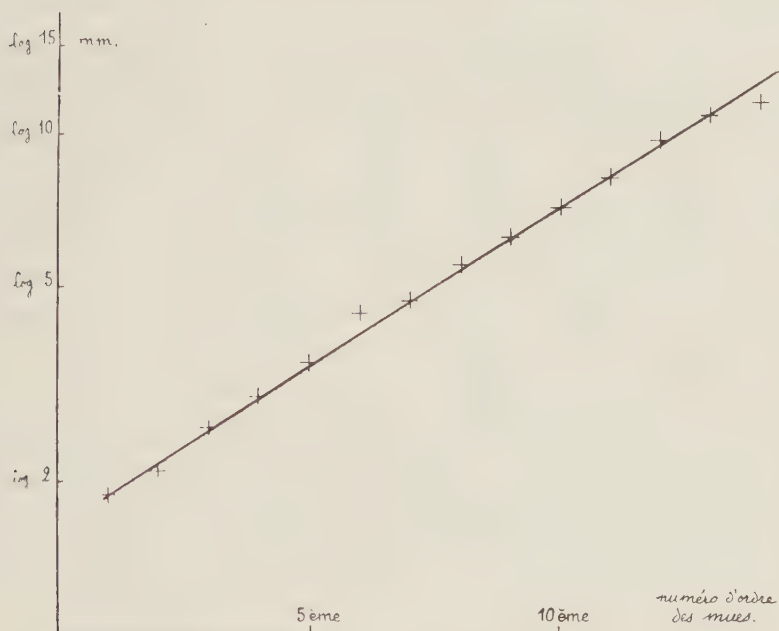


Graphique 6. — *G. Duebeni*. En ordonnées les logarithmes des longueurs moyennes des 14 premières exuvies d'un lot de mâles ($\sigma\sigma$ 156, 130, 173, 174, 183), en abscisses le numéro d'ordre des mues.

en fonction du temps affectent une forme en S caractéristique de la croissance de beaucoup d'animaux.

De nombreux auteurs ont cherché à établir une règle de croissance permettant de prévoir les dimensions d'un Arthropode à ses différents stades. TEISSIER (1931) en particulier, préconise la règle de Dyar qui implique que les longueurs successives d'un Arthropode représentent les termes d'une progression géométrique dont la raison peut varier avec l'espèce et le sexe. Cet auteur admet qu'elle s'applique correctement lorsque le nombre de stades de développement est res-

treint, ou aux premiers stades des croissances qui comportent un plus grand nombre de mues, comme c'est le cas pour les Gammariens. Or, si l'on porte en abscisses les numéros d'ordre des mues et en ordonnées les logarithmes des longueurs moyennes des 14 premières exuvies d'un lot de mâles (graphique 6) ou d'un lot de femelles (graphique 7) on obtient dans chaque cas une droite,



Graphique 7. — *G. Duebeni*. Logarithmes des longueurs moyennes des 14 premières exuvies d'un lot de femelles (♀♀ 161, 165, 175) portés sur une droite représentant une progression géométrique de raison 1,16 et de premier terme 1,9.

comme on pouvait d'ailleurs le prévoir d'après l'allure des courbes (graphique 2). Les longueurs successives des exuvies doivent donc être en progression géométrique; on verra en effet dans le tableau II, que les longueurs moyennes des 8 premières exuvies d'un lot de mâles et des 13 premières exuvies d'un lot de femelles se rapprochent des termes d'une progression géométrique de raison 1,16 et de premier terme 1,9. Le graphique 7 est particulièrement intéressant à ce sujet puisque la droite qui y est figurée représente préci-

sément cette progression géométrique; on peut constater, sur ce graphique, que les points fixant les longueurs moyennes des exuvies d'un lot de femelles se placent d'une façon satisfaisante par rapport à cette droite.

TABLEAU II

N° d'ordre de la mue	Mâles n°s 130, 156, 173, 174, 183	Femelles n°s 161, 165, 175	Progression géométrique de raison 1,16
1	1,91	1,9	1,9
2	2,10	2,11	2,20
3	2,46	2,58	2,55
4	2,83	3	2,95
5	3,27	3,5	3,42
6	4,18	4,43	3,96
7	4,78	4,67	4,59
8	5,5	5,5	5,32
9	6,75	6,26	6,17
10	8	7,16	7,15
11	9,16	8,25	8,29
12	10,45	9,83	9,61
13	11,61	11	11,14
14	12,87	11,75	12,92

G. Duebeni. Longueurs moyennes, exprimées en millimètres, des 14 premières exuvies d'un lot de ♂ et d'un lot de ♀ provenant de la même portée et élevés dans les mêmes conditions, comparées aux termes d'une progression géométrique de raison 1,16 et de premier terme 1,9.

J'ai précisé que ces observations ont été effectuées sur des séries de mues provenant d'animaux issus d'une même portée et soumis aux mêmes conditions d'élevage. Mais, si l'on compare des individus élevés dans des conditions différentes les uns des autres, on n'observe plus de rapport déterminé entre l'ordre de l'exuvie, l'âge et la taille totale. En effet, les intervalles séparant les mues peuvent être facilement modifiés; il suffit que la température s'abaisse pour que les mues s'espacent et j'ai indiqué précédemment l'importance du régime alimentaire à ce sujet. De même, la croissance au cours des mues peut être modifiée sous l'action de facteurs externes. Je citerai comme exemple le cas, d'ailleurs un peu spécial, de plusieurs mâles de *G. Duebeni* qui, après une irradiation au bromure

de Radium un peu poussée, ont ralenti beaucoup leur croissance au cours des mues et ont même effectué des changements de cuticule sans augmentation de taille appréciable (¹). Pour un même stade et un âge déterminé, ces mâles étaient beaucoup plus petits que les mâles témoins, élevés dans les mêmes conditions, mais non irradiés.

En résumé, chez le *G. Duebeni*, la mue se produit généralement la nuit et le rejet de la cuticule s'effectue en un seul temps et dure quelques secondes. Les intervalles qui séparent les mues successives des individus d'une même portée, élevés dans les mêmes conditions, sont de 7 à 8 jours entre la première et la deuxième mue, puis se succèdent tous les 5 ou 6 jours jusqu'à la mue 5 et augmentent ensuite graduellement jusqu'à la puberté (13^e mue), pour se stabiliser, chez les adultes, aux environs de 20 jours, dans les conditions bien déterminées de l'élevage au laboratoire. Il existe quelques variations dans l'âge et la taille des exuvies de même ordre, mais ces variations sont faibles et ne s'écartent pas de certaines limites. Des mesures de la longueur totale de séries d'exuvies des deux sexes m'ont permis de mettre en évidence une différence sexuelle, dans la croissance, qui apparaît à la 9^e mue et à peu près vers l'âge de 50 jours. A partir de ce stade, il existe une différence de taille en faveur des mâles et cette différence augmente régulièrement à chacune des mues suivantes. Enfin, les longueurs moyenne des 13 premières exuvies des femelles et des 8 premières exuvies des mâles peuvent se déduire approximativement des termes d'une progression géométrique de raison 1,16 et de premier terme 1,9.

(¹) L'existence de mues non accompagnées de croissance a déjà été signalée dans d'autres groupes, par différents auteurs; elle montre que la mue n'est pas seulement un phénomène lié à la croissance.

CHAPITRE II

LA REPRODUCTION

D'une façon générale, les phénomènes de la reproduction sont assez mal connus chez les Gammariens et il existe peu de travaux récents sur ce sujet. On trouvera une analyse des travaux antérieurs à 1893 dans l'importante monographie de DELLA VALLE; depuis cette date, il n'a pas été effectué de travail d'ensemble, mais seulement des observations fragmentaires qui seront signalées au moment opportun au cours de ce chapitre.

1. Appareil reproducteur.

Chez les Gammariens, les sexes sont séparés; cependant on connaît quelques cas d'hermaphroditisme. Le premier, signalé par NEBESKI (1880) se rapporte à l'*Orchestia cavimana* HELLER [= *O. bottae* M. Edw., (CHEVREUX, 1895)]. D'après l'auteur, chez certains mâles, la région antérieure du testicule produit des œufs qui évoluent jusqu'à un stade déterminé et finissent par dégénérer sur place. DELLA VALLE (1893, p. 159, pl. 48, fig. 9-12) a effectué des observations du même ordre, concernant les glandes génitales de mâles de *Talorchestia* (= *Orchestia*) *Deshayesei* (AUDOUIN). Il a observé, en particulier, la présence d'œufs bien développés dans le testicule de mâles de grande dimension présentant des gnathopodes postérieurs de forme juvénile; ces mâles se distinguaient donc difficilement des femelles. Par contre, cet auteur précise que chez des mâles d'aussi grande taille, mais bien caractérisés par la forme de leur seconde paire de gnathopodes, les testicules ne renfermaient jamais d'œufs.

a) *Appareil génital femelle*. — L'appareil génital femelle de *Gammarus Duebeni* (fig. 2, A.) est du même type que celui de *T. Deshayesei* figuré par DELLA VALLE (1893, pl. 48, fig. 18). Il comprend deux

ovaires indépendants, situés sous le cœur, au-dessus du tube digestif et des cæcums hépatiques. Ces ovaires sont compris dans les six segments postérieurs du péréon, leur forme est à peu près régulièrement cylindrique et ils sont entourés par une mince membrane conjonctive qui se prolonge à chacune des extrémités par deux fila-

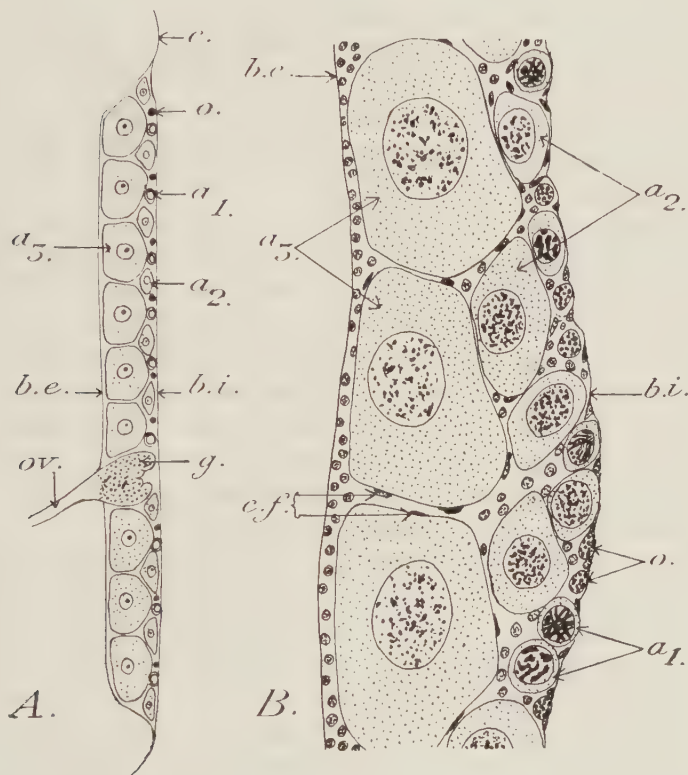


Fig. 2. — *G. Duebeni*. L'appareil génital d'une femelle, peu de temps après une ponte (demi-schématique). — A. schéma d'ensemble; B. coupe longitudinale d'une fraction de l'ovaire, $\times 300$ environ; *b. e.*, bord externe; *b. i.*, bord interne de l'ovaire; *c.*, cordon suspenseur; *o.*, ovogonies; *a₁*, *a₂*, *a₃*, trois stades de la croissance des ovocytes; *g.*, glande muqueuse; *ov.*, oviducte; *c. f.*, cellules folliculaires.

ments formant cordons suspenseurs (*c.*). Un oviducte (*ov.*), se détache du tiers inférieur de chaque ovaire, au niveau du cinquième segment du péréon et se dirige obliquement vers la face ventrale de l'animal. Au point de jonction de chaque oviducte avec l'ovaire cor-

respondant, se trouve une glande volumineuse (g.) dont la structure et le rôle seront étudiés un peu plus loin. Les deux oviductes aboutissent séparément à la face interne des épimères de la cinquième paire, à la base des oostégites. Les orifices génitaux ne communiquent pas librement avec l'extérieur. Ils sont toujours obstrués soit par des œufs, pendant la ponte, soit par un tampon de substance muqueuse dans l'intervalle des pontes. Chacun des orifices génitaux est limité par deux demi-arceaux chitineux autour desquels se trouvent des spinules et de petites soies. Au moment de la ponte, quand les œufs sortent des oviductes, j'ai souvent observé une dilatation de la base de l'oostégite au niveau de l'orifice génital; cette dilatation est rendue possible par l'élasticité de la cuticule aussitôt après la mue.

Le volume des ovaires est variable suivant que la femelle est observée à des moments différents entre deux pontes. C'est après une ponte qu'ils occupent le moins d'espace; ils forment alors deux bandelettes étroites, situées sous le cœur, au voisinage de la ligne médio-dorsale. Mais, lorsqu'ils sont bourrés d'œufs prêts à être pondus, ils forment au contraire deux masses volumineuses qui débordent largement à droite et à gauche. Dans ce dernier cas, ils sont opaques et bien visibles à travers les téguments, alors que dans le premier cas ils sont à peine perceptibles.

Dans l'ovaire, les cellules reproductrices sont disposées en rangées longitudinales plus ou moins enchevêtrées, chacune d'elles comprenant des éléments arrivés au même degré de développement. L'évolution de ces cellules se fait du bord interne (*b. i.*), vers le bord externe (*b. e.*) de l'ovaire. Les stades que l'on peut observer varient suivant que les femelles sont fixées à des moments différents entre deux pontes. Prenons comme exemple, les ovaires de femelles fixées immédiatement après une ponte. Des séries de coupes longitudinales m'ont permis de reconnaître quatre rangées d'éléments (fig. 2, B.), chacune d'elles permettant d'observer un stade de l'évolution des cellules sexuelles. La première rangée, située au bord interne de l'ovaire, constitue le germigène. On y observe des éléments de petite taille formés presque essentiellement d'un noyau: les ovogonies (*o.*). Puis viennent trois rangées d'auxocytes de taille croissante. La première, a_1 est formée d'éléments à cytoplasme peu abondant et à gros noyau, dans lesquels j'ai eu l'occasion d'observer des stades synaptiques. Les deux autres rangées, a_2 et a_3 ,

marquent un accroissement du noyau et une augmentation proportionnellement plus importante du cytoplasme. Si l'on examine les ovaires de femelles fixées à des stades de plus en plus éloignés d'une ponte, on constate que les auxocytes de la dernière rangée (a_3) se chargent de vitellus et que la vitellogenèse se poursuit jusqu'à la mue suivante, à laquelle ils sont évacués. Puis les auxocytes de la rangée précédente, alors arrivés au stade a_3 se chargeront à leur tour de vitellus; ils seront pondus à la mue qui suivra et ainsi de suite.

Le taux de croissance des auxocytes augmente progressivement et devient particulièrement considérable pendant la période de vitellogenèse. De plus, la disproportion entre l'importance de la croissance respective du noyau et de la masse cytoplasmique s'accroît beaucoup, de sorte que les ovocytes sur le point d'être pondus sont pourvus d'une vésicule germinative très petite par rapport au volume total de l'œuf.

Dans l'ovaire, les ovules sont entourés de cellules folliculaires (*c. f.*), peu nombreuses et très aplaties, qui ne sont plus décelables vers la fin de la vitellogenèse.

Mes élevages m'ont permis de déterminer que la première ponte des femelles de *G. Duebeni* a lieu à la mue 13. D'après E. W. SEXTON (1924, p. 345), les femelles de *Gammarus locusta* L. arriveraient à maturité sexuelle également à la mue 13, alors que les femelles de *Gammarus pulex* seraient adultes à la mue 11 et les femelles de *Gammarus Chevreuxi* à la mue 8. D'après les observations qui précèdent, on peut déduire approximativement à quel stade de l'évolution de l'individu débute la croissance des œufs évacués à la première ponte. En effet, les auxocytes les plus jeunes (stades synaptiques), avant d'être pondus, devront s'accroître pendant une durée égale à trois fois l'intervalle de temps qui sépare deux pontes successives. L'intervalle de temps séparant les premières pontes des femelles de *G. Duebeni* est en moyenne de 15 jours, dans les conditions bien déterminées de mon élevage; la durée de croissance d'une série d'auxocytes pendant cette période serait donc approximativement de $15 \times 3 = 45$ jours. On peut donc supposer que la durée de croissance des ovocytes évacués à la première ponte serait au plus égale à ce nombre de jours. Par exemple, pour les femelles 165 et 175 de mon élevage qui ont effectué leur première ponte à la mue 13, on verra sur le tableau III que la croissance des auxocytes

a dû débiter un peu avant la 8^e mue pour la première et un peu avant la 9^e mue pour la seconde.

TABLEAU III

Nos d'ordre des mues	Intervalles de mues en jours	
	♀ 165	♀ 175
8		
9	5	7
10	7	8
11	8	9
12	9	13
13 (première ponte)	14	14
	Total : 43 jours	Total : 51 jours

*Intervalles de temps séparant les mues 8 à 13
de deux femelles de G. Duebeni.*

b) *Appareil génital mâle.* — L'appareil génital mâle du *G. Duebeni* (fig. 3) se rapproche de celui figuré par DELLA VALLE (pl. 48, fig. 8) pour *Microdeutopus gryllotalpa* A. Costa. Il se compose de deux organes fusiformes indépendants qui occupent, sous le cœur, une position un peu plus latérale que celle occupée par les ovaires chez la femelle. Ils s'étendent du 2^e au 7^e segment du péréion et sont entourés d'une gaine conjonctive qui se prolonge antérieurement par un fin filament jouant le rôle de cordon suspenseur (*c.*). Chacun de ces organes présente, au niveau du 5^e segment, un étranglement séparant la région antérieure ou testicule proprement dit (*t.*), d'une vésicule séminale (*v. s.*) qui s'étend jusqu'au niveau du 7^e segment et se continue par un canal déférent (*c. d.*) dont la

direction est presque perpendiculaire à celle de la vésicule séminale. Les deux canaux déférents aboutissent séparément à une papille externe ou pénis. Les deux pénis sont situés au niveau inférieur du 7^e segment du péréion de part et d'autre de la ligne médiane ventrale.

L'évolution des éléments sexuels s'effectue de l'extrémité antérieure vers la région postérieure du testicule. On peut donc y observer de nombreux stades, depuis les spermatogonies (*s.*), jusqu'aux spermatozoïdes (*sp.*) qui remplissent la vésicule séminale. Vers le point de jonction de la vésicule séminale avec le canal déférent, les cellules de la paroi de ce canal sont plus hautes, présentent un plus gros noyau et ont une allure glandulaire.

2. Les phénomènes externes de la reproduction.

a) *Appariage, mue de la femelle, émission du sperme et ponte.* — On sait, que dans un lot de Gammariens récoltés dans la nature, il est facile d'observer de nombreux couples en appariage, le mâle se tenant à califourchon sur le dos de la femelle. Il la maintient solidement grâce au dactyle de chacun de ses gnathopodes de la première paire. L'un des dactyles se place au point d'articulation de la tête et du bord dorsal du premier segment du péréion, l'autre au niveau de l'articulation du cinquième segment du péréion avec le sixième.

DELLA VALLE (p. 276-284), a émis le premier l'opinion que cet appariage n'avait rien de commun avec un véritable accouplement. Plus tard, BLEGVAD (1922, p. 31, fig. 4 et p. 32) considère cette association du mâle et de la femelle (*riding-position*) comme une mesure préparatoire qui permet au mâle d'être présent au moment où les œufs seront pondus afin de pouvoir les féconder.

Une étude plus complète des phénomènes externes de la repro-



Fig. 3. — *G. Duebeni*. Schéma de l'appareil génital mâle.

duction m'a permis de modifier l'hypothèse de BLEGVAD, du moins en ce qui concerne *G. Duebeni*. J'ai constaté en effet que, pour cette espèce, les divers stades de la reproduction se succèdent dans l'ordre suivant : appariage, mue de la femelle, émission du sperme ; puis le mâle abandonne la femelle et alors seulement, la ponte s'effectue. Il en résulte que l'appariage a pour but d'assurer la présence du mâle au moment propice à l'émission du sperme, c'est-à-dire après la mue de la femelle mais avant la ponte. Nous verrons de plus, par la suite, que les œufs ne sont pas fécondés dès qu'ils sont pondus, mais seulement quelques heures après.

Il m'a été particulièrement facile d'observer, pour le *G. Duebeni*, la recherche et le choix de la femelle par le mâle et mes observations ne diffèrent pas sensiblement de celles qui ont été effectuées par DELLA VALLE, SEXTON et BLEGVAD pour d'autres espèces. J'ai constaté, en particulier, que les femelles ne sont jamais appariées pendant les quelques jours qui suivent la ponte. Il peut arriver cependant qu'un mâle se saisisse par hasard d'une femelle qui vient de pondre. Dans ce cas, j'ai toujours vu le mâle la relâcher presque aussitôt et se mettre en quête d'une autre femelle. SEXTON et MATTHEWS (1913, p. 550), pour *Gammarus Chevreuxi* et BLEGVAD (1922, p. 31) pour *Gammarus locusta* ont signalé le même fait ⁽¹⁾.

La durée de l'appariage est très variable suivant le hasard des rencontres par les mâles de femelles plus ou moins proches d'une ponte. La plus longue durée est, dans tous les cas, inférieure de quelques jours au temps qui sépare deux pontes successives (15 à 20 jours).

Si l'on peut facilement observer l'appariage, il n'en est pas de même des autres actes de la reproduction qui ont lieu en général la nuit et ont une courte durée ; la mue de la femelle s'effectue en dix secondes environ, l'émission du sperme dure quelques secondes et la ponte quinze à vingt minutes. Il peut arriver que quelques femelles muent dans la journée. Mais ces cas sont rares et l'on est

⁽¹⁾ Il me paraît intéressant d'indiquer à ce sujet une observation effectuée sur un lot de *Gammarus pulex* dont certains individus étaient parasités par des larves de *Polymorphus minutus*. Les femelles parasitées sont stériles. Or je n'ai jamais obtenu d'appariage durable entre ces femelles et des mâles sains.

obligé d'effectuer des observations nocturnes ⁽¹⁾. Par exemple, sur une centaine de couples récoltés le 25 juin 1929, le matin, pas une seule femelle n'a mué jusqu'à seize heures. Par contre, dans la soirée et la nuit suivante, à la température de 16° C., vingt femelles ont mué et pondu, dont quatre entre seize heures et minuit et seize de minuit à huit heures.

Pendant la mue de la femelle, le mâle ne l'abandonne pas. J'ai montré, au cours du chapitre précédent, comment s'effectue cette mue et le rôle du mâle au cours de l'exuviation. Quelques minutes après la mue le mâle se recourbe sous l'abdomen de la femelle dans une position croisée, de telle sorte que la face ventrale du 7^e segment du péréion du mâle vient se placer vis-à-vis de la face ventrale du 5^e segment du péréion de la femelle, exactement comme BLEGVAD (1927, p. 33, fig. 5, *mating-position*) l'a figuré pour *G. locusta*. Puis, par de brusques contractions, le sperme est projeté un peu au hasard contre la face ventrale de la femelle, et le mâle revient dans sa position primitive. Il répète cette opération deux ou trois fois de suite, puis il ne tarde pas abandonner la femelle. Il peut la libérer soit avant le début de l'oviposition et c'est le cas général ou exceptionnellement quand la ponte est déjà commencée. On se rend compte, sur coupes, que la plus grande partie des spermatozoïdes se trouve dans la poche incubatrice, autour des orifices génitaux et qu'ils ne pénètrent pas dans les oviductes.

Il résulte de ces observations, que les émissions de sperme qui suivent la mue d'une femelle valent pour une seule ponte car, même en admettant que des spermatozoïdes persistent dans la chambre incubatrice pendant un certain temps, ils sont éliminés à la mue suivante, avec l'exuvie, avant qu'une nouvelle ponte se produise.

Nous possédons peu de données sur la ponte des Gammariens. Cependant, quelques observations ont été faites par DELLA VALLE concernant le *Gammarus pungen* M. Edw. et par SEXTON et MATTHEWS sur le *G. Chevreuxi*.

En ce qui concerne *G. Duebeni*, la ponte débute en moyenne et assez régulièrement une heure après la mue, à une température de 16° C. (expériences de juin 1929) et dure en général de 15 à

(1) Des essais effectués en vue d'obtenir des pontes au cours de la journée, en chambre noire, ne m'ont donné aucun résultat.

25 minutes. Les œufs qui se trouvent dans le cul-de-sac postérieur de l'ovaire sont émis en premier lieu ; ceux qui se trouvent dans la partie antérieure sortent ensuite. On peut les voir grâce à leur coloration noire, s'étirer en passant dans l'étroit oviducte et s'allonger à la façon d'une substance très fluide qui semble couler de l'orifice génital⁽¹⁾. Les œufs se poussent les uns les autres de telle façon que ceux qui sont pondus les premiers se trouvent refoulés dans la région antérieure de la chambre incubatrice. Au moment de la ponte, les téguments de la femelle sont mous ce qui facilite la sortie des œufs des oviductes. Sitôt après la fin de la ponte, dans la chambre incubatrice, les œufs forment deux masses assez compactes situées l'une à droite et l'autre à gauche. Ils sont déformés par la pression qu'ils exercent mutuellement les uns contre les autres ; mais trente minutes après la fin de la ponte, ils ont déjà pris une forme ellipsoïdale et ne sont plus que juxtaposés.

b) *Les sécrétions muqueuses, leur formation et leur rôle.* — La ponte est précédée, accompagnée et suivie de l'émission d'une sécrétion albuminoïde qui s'écoule de chaque orifice génital femelle et se coagule au contact de l'eau. En effet, si l'on examine immédiatement après la ponte la chambre incubatrice des femelles, on constate que les œufs y sont disposés dans deux sacs muqueux, transparents, situés l'un à droite, l'autre à gauche, sur la face ventrale du péréion, entre les oostégites (fig. 4, A). Ces deux sacs ovi-gères sont accolés sur la ligne médiane ventrale, mais ne communiquent pas entre eux. Ils sont formés par la *sécrétion albuminoïde qui précède et accompagne l'émission des œufs*. Chacun de ces sacs est relié postérieurement à l'orifice génital correspondant par un pédoncule formé également par cette sécrétion.

Ces observations, effectuées sur *G. Duebeni*, sont à rapprocher de celles que A. DELLA VALLE a faites sur *G. pungens* M. Edw. (p. 172-176, pl. 48-50). BLEGVAD, SEXTON et MATTHEWS n'ont rien signalé de semblable chez les espèces qu'ils ont étudiées.

A. DELLA VALLE, recherchant l'origine de cette sécrétion, a émis l'hypothèse d'une production directe par la paroi même de l'oviducte. Or, des coupes effectuées à divers stades, chez des femelles de *G. Duebeni*, m'ont permis de constater (LE ROUX 1928) que la

(1) L'étirement des œufs au passage dans l'oviducte a été signalé également chez d'autres Crustacés (voir VANDEL, 1925, p. 363).

paroi de l'oviducte n'est pour rien dans cette sécrétion et que celle-ci est produite par une paire de glandes muqueuses relativement volumineuses annexées à l'appareil génital de la femelle.

Chacune de ces glandes se trouve située au point de jonction de l'oviducte avec l'ovaire correspondant (fig. 4, B.), dans le cinquième segment du péréion. Elles sont bilobées et présentent la structure

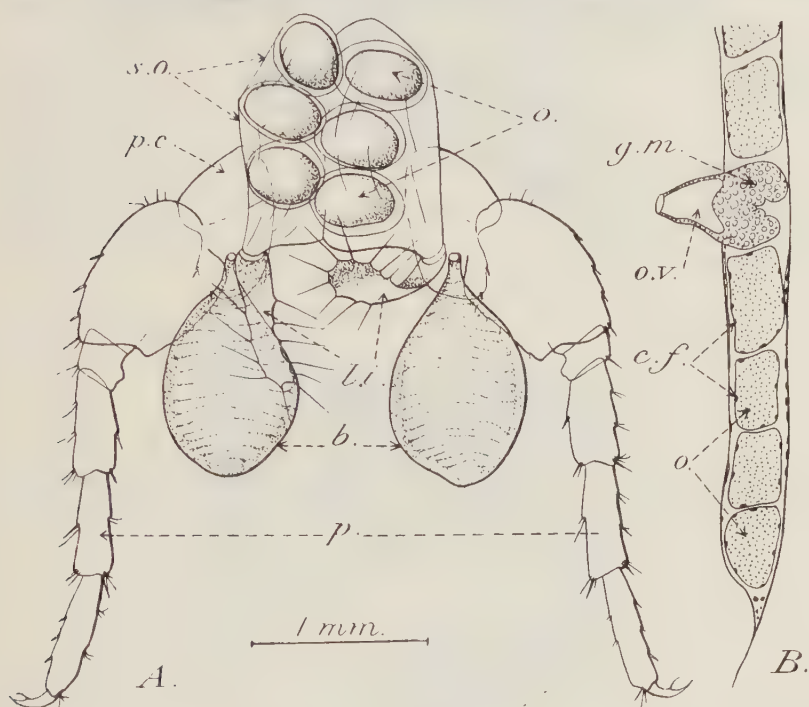


Fig. 4. — A, sacs ovigères de *G. Duebeni* : *s. o.*, sac ovigère droit ; *o.*, œufs ; *p. c.*, plaque coxale ; *l. i.*, lamelles incubatrices ; *b.*, branchies ; *p.*, cinquième paire de péréopodes. — B. Région postérieure de l'ovaire gauche de *G. Duebeni* $\times 50$ (demi-schématique) : *g. m.*, glande muqueuse ; *ov.*, oviducte ; *c. f.*, cellules folliculaires ; *o.*, ovocytes.

et l'évolution de glandes muqueuses. Dans leur évolution, on peut reconnaître trois phases :

a) Phase préparatoire ou de mise en charge.

Cette phase débute aussitôt après la ponte. Des coupes effectuées trois ou quatre jours après celle-ci, montrent qu'à ce stade les glan-

des sont formées par un épithélium muqueux typique, à cellules hautes, dont le cytoplasme est finement réticulé et les noyaux situés vers la base des cellules (fig. 5).

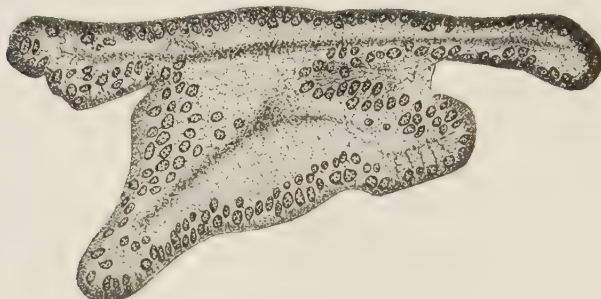


Fig. 5. — *G. Duebeni*.

Coupe de glande muqueuse d'une femelle fixée 4 jours après la ponte, $\times 195$.

β) Phase de sécrétion.

A un moment donné, on voit apparaître dans le cytoplasme des grains de sécrétion, dont le nombre et le volume augmentent jus-



Fig. 6. — *G. Duebeni*. Coupe de glande muqueuse d'une femelle fixée 12 jours après la ponte. — ov, oviducte, $\times 135$.

qu'aux approches de la nouvelle ponte. Des coupes effectuées vers la fin de cette période montrent qu'à ce moment, les limites cellulaires ne sont plus discernables et que le produit sécrété se présente

sous forme de boules, plus ou moins régulières, dont la surface paraît légèrement réticulée (fig. 6). Ces boules sont rétractées par les fixateurs contenant de l'acide acétique ; elles se colorent fortement à l'éosine et électivement par le vert lumière après la triple coloration de PRENANT. Cependant, elles ne sont pas colorées par le mucicarmine alors que, dans les mêmes coupes, les glandes à mucus unicellulaires de l'hypoderme prennent bien ce colorant.

γ) Phase d'excrétion.

Cette dernière phase a une courte durée ; elle s'observe dès l'arrivée du premier œuf dans l'oviducte et se termine après le passage du dernier œuf (fig. 7). La sécrétion s'écoule par l'oviducte en



Fig. 7. — *G. Duebeni*. Coupe de glande muqueuse d'une femelle fixée pendant la ponte. — *ov.*, oviducte ; *o.*, œuf $\times$ 195.

entourant les œufs et forme les sacs ovigères temporaires. La ponte terminée, les cellules vidées de leur produit de sécrétion se reconstituent et le cycle est fermé.

Le cycle évolutif de ces glandes muqueuses a une durée égale au temps qui s'écoule entre deux pontes consécutives, c'est-à-dire environ quinze à vingt jours. La phase d'excrétion et la ponte sont synchrones.

Les sacs ovigères existent seulement pendant un temps très court, on ne peut les observer qu'immédiatement après la ponte ; ils entourent les œufs non fécondés et les protègent pendant leur matu-

ration ⁽¹⁾. Au bout de deux heures environ, la substance qui les constitue diffue et finalement disparaît. A partir de ce moment, les œufs se trouvent libres dans la chambre incubatrice, maintenus en place par les oostégites ; c'est alors qu'ils seront fécondés.

Des sécrétions muqueuses analogues ont été signalées dans d'autres groupes de Crustacés (voir à ce sujet CH. GRAVIER, 1932) ; c'est ainsi que chez une femelle d'Amphipode Hypérien de la famille des *Oxycephalidae*, C. BOVALLIUS (1890-1891) a montré que les œufs, au sortir de l'oviducte, se fixent isolément à la face ventrale de la femelle grâce à une substance visqueuse qui les maintient en place pendant la durée du développement embryonnaire. Ce mucus serait peut-être sécrété, suivant cet auteur, par des glandes fort développées situées dans les articles des péréiopodes.

Chez les Décapodes, il se produit au moment de la ponte, une sécrétion de mucus qui se coagule au contact de l'eau et fixe les œufs par grappes aux pattes abdominales. Pendant très longtemps, on a supposé que cette sécrétion provenait des parois de l'oviducte. Mais LEREBOLLET (1860) a découvert chez l'Ecrevisse, dans la paroi abdominale, des glandes cémentaires sous-cuticulaires dont le produit de sécrétion se déverse par de nombreux orifices et sert à fixer les œufs aux fausses pattes. Cependant, d'autre part, SOLLAUD (1922, p. 20, suppose que le liquide visqueux qui fixe les œufs des *Palemoninae* aux soies de la cinquième paire de pattes est sécrété par les parois de l'oviducte.

Un autre dispositif est réalisé chez les Copépodes dont les œufs forment en général deux paquets suspendus à l'abdomen. Au moment de la ponte, les œufs fécondés sont revêtus d'une couche de substances muqueuse sécrétée par des glandes qui s'ouvrent dans la portion terminale de l'oviducte. Cette substance les maintient adhérents entre eux pendant tout le temps que dure le développement embryonnaire et jusqu'à l'éclosion des larves.

On constate donc que dans certains groupes de Crustacés, une sécrétion muqueuse analogue aboutit à des dispositifs différents : collage des œufs isolément sur la face ventrale de la mère chez les Amphipodes de la famille des *Oxycephalidae*, collage des œufs par

(¹) J'avais tout d'abord supposé que la maturation et la fécondation des œufs s'effectuaient dans les sacs ovigères (Le Roux 1928) ; mais nous verrons par la suite qu'au moment de la fécondation ils ont déjà disparu.

grappes aux pattes abdominales chez les Décapodes, formation de paquets durables chez les Copépodes et de sacs ovigères temporaires chez les Amphipodes Gammariens. De plus, alors que dans les trois premiers cas mentionnés ci-dessus, la substance muqueuse maintient les œufs pendant tout le développement embryonnaire, chez les Amphipodes Gammariens elle les protège seulement pendant leur maturation.

Une substance analogue est produite chez les mâles de Gammariens. Et effet, chez *G. Duebeni*, les spermatozoïdes projetés sur la face ventrale de la femelle sont agglutinés par une substance visqueuse qui est émise en même temps que le sperme et qui se coa-

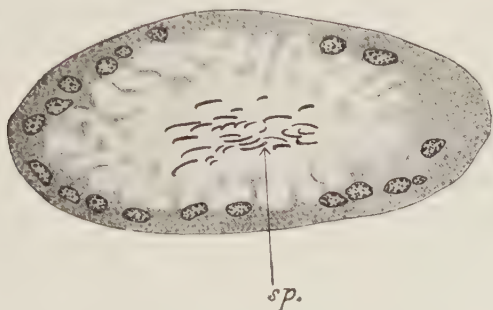


Fig. 8. — *G. Duebeni*. Coupe de la région proximale du canal déférent. — *sp.*, spermatozoïdes, $\times 440$.

gule au contact de l'eau. Au bout de peu de temps, environ deux heures après son émission, ce produit de sécrétion diffuse dans l'eau et disparaît, libérant les spermatozoïdes.

A. DELLA VALLE avait également observé l'existence d'une substance agglutinante les spermatozoïdes chez un certain nombre d'espèces. Cet auteur suppose que ce sont les cellules de la paroi de la région postérieure du testicule (p. 159, pl. 48, fig. 8) qui sont de nature glandulaire et produisent ce liquide muqueux.

L'examen de séries de coupes de l'appareil génital mâle de *G. Duebeni* m'a permis de constater que, contrairement à l'opinion émise par DELLA VALLE, ce ne sont pas les cellules de la paroi de la région postérieure du testicule qui produisent cette sécrétion. Elle se forme dans les cellules épithéliales du canal déférent, principalement au point de jonction de ce canal avec la vésicule séminale

(fig. 8). La substance sécrétée agglutine les spermatozoïdes en masses irrégulières qui ne sont pas à proprement parler des spermatozoïdes. La sécrétion de la substance agglutinante des spermatozoïdes paraît être continue. Ceci est d'ailleurs en accord avec le fait que l'on peut observer constamment des spermatozoïdes murs dans la vésicule séminale des mâles, depuis la maturité génitale et aussi avec la possibilité qu'ont ces derniers de féconder successivement plusieurs femelles, ainsi que je l'ai souvent constaté.

On connaît l'existence de glandes muqueuses chez des mâles d'autres Crustacés : Copépodes, Ostracodes, Isopodes, etc. Leur rôle est le même que chez les Gammariens : sécrétion d'une substance muqueuse qui sert à agglutiner les spermatozoïdes. Tout récemment encore, RADU (1930) a signalé que l'épithélium du canal déférent de l'*Armadillidium vulgare* est le siège d'une fonction glandulaire, surtout très active dans le segment proximal où s'ouvrent les follicules testiculaires.

c) *Pontes sans appariage*. — Nous avons vu que l'appariage, la mue, l'émission du sperme et la ponte se succèdent dans le temps. On peut se demander jusqu'à quel point la ponte est indépendante de l'appariage et par suite de l'émission du sperme. Pour m'en rendre compte, j'ai isolé des femelles de *G. Duebeni*, les unes depuis leur naissance, les autres depuis leur dernière ponte. J'ai constaté, dans les deux cas, que ces femelles pondent des œufs. Ces œufs, non fécondés, ne se sont jamais développés et ont tous dégénéré très rapidement, sans qu'il y ait même une ébauche de segmentation. Les œufs en dégénérescence tombent en général de la chambre incubatrice au bout de 48 heures. Ainsi, chez *G. Duebeni*, la ponte est indépendante de l'appariage. Il ne semble pas cependant, qu'il en soit de même pour tous les Gammariens ; les quelques observations déjà faites à ce sujet, sont assez contradictoires. En effet, alors que CLARA LANGENBECK (1898), (in BLEGVAD, p. 4) a observé, chez des femelles isolées de *Microdeutopus gryllotalpa* A. COSTA, la ponte d'œufs qui ne se développent pas, SEXTON (1924, p. 343) a signalé d'une part, que les femelles vierges de *Gammarus locusta* peuvent pondre des œufs qui ne sont pas susceptibles de se segmenter et d'autre part, que les femelles de *Gammarus Chevreuxi* et *Gammarus pulex* ne pondent jamais leurs œufs sans appariage et émission du sperme préalables.

d) *Essais de croisements, entre individus d'espèces différentes*.

— On observe une grande facilité d'appariage entre différentes espèces de *Gammarus* aussi, des essais de croisements ont été tentés. Ces expériences sont faciles à réaliser puisque, comme nous l'avons vu précédemment, les émissions de sperme qui suivent la mue de la femelle ne valent que pour une ponte. Il suffit donc de séparer des femelles appariées ⁽¹⁾ de leurs conjoints, et de les mettre dans un cristallisoir en présence de mâles d'une espèce différente et qui étaient également accouplés. Il faut tenir compte du fait que les différentes espèces de *Gammarus* avec lesquelles on veut expérimenter peuvent provenir de milieux différents : eau douce, eau saumâtre ou eau de mer. Il est donc indispensable, dans ce cas, d'amener graduellement l'un des conjoints, le plus euryhalin, à vivre dans le milieu convenant à l'autre.

En expérimentant dans ces conditions, E. W. SEXTON (1924, p. 53) a obtenu les appariages suivants : ♂ sp. et ♀ *pulex* en eau douce, ♂ sp. et ♀ *Chevreuxi* en eau saumâtre, ♂ *Chevreuxi* et ♀ sp. en eau saumâtre, ♂ *pulex* et ♀ *Chevreuxi* en eau douce, ♂ *Chevreuxi* et ♀ *pulex* en eau douce ⁽²⁾. Dans deux cas, ♂ *Chevreuxi* × ♀ sp. et ♂ *Chevreuxi* × ♀ *pulex*, des œufs ont été pondus par les femelles. Mais, bien que l'auteur ait indiqué, du moins pour les ♀ de *G. pulex*, qu'il n'y avait jamais de ponte sans appariage et émission du sperme préalables, on ne peut rien déduire de ces expériences car aucun jeune n'est né de ces croisements.

J'ai observé moi-même, une grande facilité d'appariage entre ♂ *Duebeni* et ♀ *pulex* ⁽³⁾ ou inversement, les expériences étant faites en eau douce. Mais, dans les cas d'appariage durable, je n'ai pas pu poursuivre l'expérience, le mâle ayant toujours dévoré la femelle après la mue qui précède la ponte.

Jusqu'à présent, on voit donc que les tentatives de croisement entre différentes espèces de *Gammarus* n'ont donné aucun résultat.

⁽¹⁾ Nous avons vu que l'appariage est une indication de l'aptitude de la femelle à la reproduction.

⁽²⁾ *G. sp.* est une espèce marine, *G. Chevreuxi* une espèce d'eau saumâtre et *G. pulex* une espèce d'eau douce.

⁽³⁾ A ce sujet, M. le Professeur CUÉNOT m'a signalé avoir observé que le *G. pulex* et le *Gammarus Delebecquei* CHEV. et de GUERNE s'apparient aussi très facilement.

3. Place et durée de quelques-uns des phénomènes cytologiques de la reproduction.

Une étude cytologique de l'ensemble des phénomènes de la reproduction n'a jamais été effectuée, du moins à ma connaissance, chez les Crustacés Amphipodes. Cette étude serait en dehors du cadre de ce travail ; aussi, je me bornerai à examiner ici les modifications cytologiques de l'œuf, depuis le début des divisions de maturation jusqu'à la première mitose de segmentation, pour en fixer la position par rapport aux phénomènes externes de la reproduction.

Nous avons vu précédemment, que les phases synaptiques s'observent dans l'ovaire pour la première rangée d'auxocytes, et que ces œufs subissent ensuite une longue période de croissance vers la fin de laquelle le cytoplasme des ovocytes se charge de vitellus. Lorsque la vitellogénèse est achevée, la femelle, appariée depuis un certain temps, subit une mue bientôt suivie de la ponte. Cette dernière débute environ une heure après la mue et dure en général de 15 à 25 minutes.

Des séries de coupes de femelles de *G. Duebeni* fixées à différents moments au voisinage de la mue et de la ponte, m'ont permis d'établir que les phénomènes de maturation des ovocytes arrivés au terme de leur croissance, débutent après la mue, dans l'ovaire. Ils se poursuivent après la ponte, dans la chambre incubatrice où s'effectue ensuite la fécondation. Enfin, des figures de la première mitose de segmentation peuvent être observées, dans ces œufs, environ 5 heures après la ponte.

Pour pouvoir suivre ces phénomènes, j'ai fixé des femelles : entre la mue et la ponte, pendant la ponte, puis de 15 en 15 minutes depuis la fin de la ponte jusqu'à l'apparition de la première mitose de segmentation. Ainsi que je l'ai indiqué au début de ce chapitre, les femelles muent et pondent en général pendant la nuit. Il convient de préciser que ces fixations ont été faites la même nuit, à une température de 16° C., car les variations de température doivent avoir une influence sur la rapidité des phénomènes de maturation, chez les Gammariens, comme chez beaucoup d'espèces d'autres groupes.

Les œufs ovariens ont été fixés dans les femelles, après section

de la tête et de l'urosome. La fixation des œufs après la ponte a été faite dans la chambre incubatrice même, la femelle servant de support pratique pour les transporter dans les différents milieux, jusqu'à l'inclusion définitive. Les œufs ovariens sont très difficiles à fixer, à cause de l'abondance du vitellus. Les fixateurs qui m'ont donné les meilleurs résultats sont ceux à base de sublimé. J'ai obtenu d'assez bonnes fixations avec le liquide de ZENKER, le ZENKER-formol mais surtout avec le sublimé acétique (sol. aq. de sublimé : 95 cm³ + acide acétique : 5 cm³). Les pièces séjournaient de 12 à 15 heures dans ce dernier fixateur. Enfin, j'ai amélioré mes coupes en utilisant pour les œufs fixés dans la chambre incubatrice, un dissolvant du chorion dont la formule m'a été aimablement transmise par M. le professeur BATAILLON (1) et qui peut être employé après les fixateurs que je viens d'indiquer. Les coupes ont été faites à 7 ou 8 μ d'épaisseur. Pour la coloration, je me suis servie de l'hématoxyline ferrique de HEIDENHAIN avec différenciation à l'alun de fer et coloration du fond à l'éosine ou à l'orange. On effectue un mordantage de 12 heures environ dans l'alun de fer à 5 o/o puis les coupes sont placées pendant 6 heures dans l'hématoxyline. Un plus long séjour dans ce colorant à l'inconvénient de colorer intensément le vitellus, ce qui gêne beaucoup l'observation.

La concordance des divers phénomènes est indiquée dans le tableau IV. La durée des phénomènes de maturation, pour l'œuf du *G. Duebeni*, est environ de 2 h. 50 dans les conditions indiquées précédemment. Elle est sensiblement plus courte que celle que A. VANDEL (1928, p. 216, tab. VI) indique pour l'ovogénèse sexuée d'un Crustacé Isopode du genre *Trichoniscus*. De plus, alors que les œufs du *G. Duebeni* sont en métaphase I au moment de la ponte, ceux des *Trichoniscus* sont en intercinèse.

a) *Divisions de maturation.* — Quand les ovules sont arrivés au terme de leur croissance, ils sont entourés, outre la membrane vitelline, par une enveloppe résistante mais de faible épaisseur, sécrétée par les cellules folliculaires. Ils renferment un vitellus très abondant et une vésicule germinative centrale très petite. Peu de

(1) Ce mélange se prépare de la façon suivante : à 100 centimètres cubes d'eau ajouter : 10 grammes de KCN et 10 grammes de HgCl². Laisser la réaction se produire et ajouter ensuite 100 centimètres cubes d'alcool à 95°. Placer les œufs pendant 48 heures dans ce liquide.

TABLEAU IV

Moment de la fixation par rapport à la mue et à la ponte (1)	Stades correspondants observés dans les œufs	
Entre la mue et la ponte.	Prophase I	expulsion du 1 ^{er} globule polaire.
Pendant la ponte.	Métaphase I	
Sitôt la ponte terminée.	Anaphase I	
15' après la fin de la ponte.	Télophase I	
30' »	Intercinèse	
45' »	Prophase II	expulsion du 2 ^e globule polaire.
1 h. »	Métaphase II	
1 h. 15 »	Anaphase II	
1 h. 30 »	Télophase II	
1 h. 45 »	Disparition des sacs muqueux. Pénétration du spermatozoïde dans l'œuf. Migration du pro- nucléus femelle vers le centre de l'œuf.	
2 h. »		
2 h. 15 »		
4 h. »	Les deux pronucléi sont côte à côte au centre de l'œuf.	
5 h. »	Métaphase 1 ^{re} division de segmentation.	

(1) Je rappelle que l'intervalle de temps séparant la mue de la ponte est de 1 h. et que la durée moyenne de la ponte est de 20'.

*Tableau de concordance des phénomènes de maturation et de fécondation
par rapport à la mue et à la ponte.*

temps avant la mue qui précède la ponte, la vésicule germinative se porte à la périphérie de l'œuf. La membrane nucléaire disparaît et sur coupes effectuées après la mue de la femelle, on observe les chromosomes prophasiques groupés au bord de l'œuf et entourés d'une petite plage de cytoplasme finement grenu et dépourvu d'enclaves (Pl. I, fig. 1). C'est à ce niveau que vont se former les globules polaires. Les œufs ovariens sont orientés de telle sorte qu'à ce stade la vésicule germinative se trouve située du côté du bord ventral de l'ovaire.

Pendant la ponte, s'observent la métaphase et le début de l'anaphase (Pl. I, figs. 2 et 3). Il existe un beau fuseau de division, mais les centrosomes ne sont pas nets. On peut compter 13 tétrades ; à l'anaphase, chaque tétrade se sépare en deux masses chromatiques qui se dirigent chacune vers l'un des pôles du fuseau. La ponte terminée, on observe la télophase puis le premier globule polaire s'individualise, sous le chorion de l'œuf, pendant que la membrane vitelline se reconstitue.

L'intercinèse est de faible durée. Elle s'observe 30 minutes après la ponte ; il n'y a pas reconstitution de la membrane nucléaire et les chromosomes se mettent en place sur le second fuseau de division, sans se modifier. On peut encore en compter 13. Lorsqu'on les observe de face, ils ont l'aspect de tétrades alors que de profil, ils ont la forme d'éléments deux fois plus longs que larges, un peu rétrécis en leur milieu.

La métaphase II débute 1 heure après la ponte ; 15 minutes plus tard, on observe les premières figures d'anaphase (Pl. I, fig. 4). Chacune des tétrades s'est séparée en deux moitiés par un plan perpendiculaire au plan équatorial du fuseau et on compte ainsi 26 chromosomes rétrécis en leur milieu, dont 13 se dirigent vers un pôle et les 13 autres vers l'autre pôle. Puis 1 h. 45 après la ponte, on observe la fin de l'anaphase et le second globule polaire s'individualise.

Après l'expulsion du second globule polaire, le fuseau disparaît et le noyau de l'œuf se reconstitue. Les chromosomes perdent peu à peu la netteté de leurs contours, ils se résolvent en granules qui se disposent sur les mailles du réseau nucléaire (Pl. I, fig. 5, a). Ensuite, le pronucléus femelle émigre de la périphérie vers le centre de l'œuf.

À la suite de ces deux divisions de maturation, on peut observer

les deux globules polaires côte à côte, sous le chorion de l'œuf. Je n'ai jamais observé leur division ; leur chromatine se masse en un bloc irrégulier ou les chromosomes ne sont plus discernables et ils dégèrent peu à peu.

b) *Fécondation et première division de segmentation.* — Nous avons vu, au cours de ce chapitre, que le mâle projette ses spermatozoïdes sur la face ventrale de la femelle avec laquelle il est apparié, après la mue de celle-ci, mais avant la ponte. Les spermatozoïdes sont agglutinés par une substance visqueuse qui, 2 heures environ après son émission, diffue dans l'eau et disparaît. Les spermatozoïdes ainsi libérés, viennent s'accoler aux sacs ovi-gères. Peu de temps après (2 heures environ après la ponte) ces derniers disparaissent à leur tour et les spermatozoïdes viennent au contact des œufs.

Le spermatozoïde pénètre dans l'œuf soit vers la fin de la deuxième division de maturation, soit un peu tard, et au pôle opposé à celui où se sont formés les globules polaires. Sous la membrane vitelline, le spermatozoïde change de forme et de structure, mais il est alors peu colorable et je n'ai pu suivre le détail de ses transformations. Deux heures environ après la ponte, les deux pronucléi sont situés de part et d'autre de l'œuf, à une certaine distance de la membrane (Pl. I, fig. 5); 4 heures après la ponte, ils sont voisins et se trouvent au centre de l'œuf (Pl. I, fig. 6). Un fuseau se constitue avec centrosomes et asters ; puis les membranes nucléaires disparaissent et les chromosomes s'individualisent.

Des préparations correspondant à la première division de segmentation (5 heures après la ponte) m'ont permis de constater que les deux pronucléi s'accolent mais ne se fusionnent pas et se divisent chacun séparément (Pl. I, figs. 7, 8 et 9). Ce fait est intéressant à signaler car HÆCKER (1892) et RÜCKERT (1895) ont montré que chez certains Copépodes du genre *Cyclops* les chromatines maternelles et paternelles restent distinctes dans l'œuf pendant les premières divisions de segmentation ; les observations de ces auteurs ont donné naissance à la théorie de la gonométrie ⁽¹⁾. Au contraire, chez les Crustacés Isopodes du genre *Trichoniscus*, VANDEL (1928, p. 228) observe que les deux pronucléi se fusionnent en un volumineux synkarion.

(¹) Voir à ce sujet : WILSON, 1928, pp. 431-434 et A. NAVILLE, 1929, p. 130.

Le nombre diploïde de chromosomes paraît bien être de 26. R. PALMER (1926, p. 549) au cours de son étude des spermatogonies, des spermatocytes et des stades synaptiques chez le *G. Chevreuxi* a trouvé ce même nombre.

J'ai eu l'occasion d'observer que les chromosomes peuvent présenter la forme de tétrades au cours de chacune des deux divisions de maturation. Mais, à la première cinèse, le dédoublement se fait suivant le plan équatorial du fuseau, tandis qu'à la deuxième cinèse il s'effectue suivant un plan perpendiculaire à ce dernier. Il est possible que les tétrades qui figurent à la deuxième division de maturation correspondent aux fausses tétrades qui ont été signalées chez d'autres Crustacés (Copépodes, Isopodes, etc.) et dans ce cas, la première division serait hétérotypique.

Il résulte de ce qui précède que les phénomènes externes de la reproduction observés chez *G. Duebeni*, se succèdent dans l'ordre suivant : appariage, mue de la femelle et émission du sperme ; puis le mâle abandonne la femelle et la ponte s'effectue. L'appariage a pour but d'assurer la présence du mâle au moment propice à l'émission du sperme, c'est-à-dire aussitôt après la mue de la femelle, mais avant la ponte. Il ne se produit pas d'appariage durable entre des mâles à maturité et des femelles qui viennent de pondre ou des femelles stériles (*G. pulex*). D'ailleurs, un appariage durable n'implique nullement la faculté de produire des œufs fertiles (résultats jusqu'ici négatifs des essais de croisements entre individus de différentes espèces de *Gammarus* qui s'apparient facilement), mais seulement l'aptitude à la reproduction. Enfin, la ponte est indépendante de l'appariage et de l'émission du sperme.

Les émissions de sperme effectuées par le mâle après la mue de la femelle valent pour une seule ponte ; les spermatozoïdes ne pénètrent pas dans les oviductes et restent groupés sur la face ventrale, autour des orifices génitaux. Ils sont agglutinés par une substance visqueuse sécrétée par la région proximale du canal déférent.

La ponte est accompagnée de l'émission d'une sécrétion albuminoïde qui englobe les œufs dans deux sacs ovigères clos situés dans la chambre incubatrice. Cette sécrétion est produite par une paire de glandes volumineuses annexées à l'appareil génital de la femelle. Les sacs ovigères protègent les œufs pendant leur maturation, puis ils disparaissent. A ce moment, les spermatozoïdes déli-

vrés également de la substance qui les agglutine, viennent au contact des œufs.

L'évolution des ovocytes s'effectue du bord interne vers le bord externe de l'ovaire ; les phases synaptiques sont suivies d'une longue période de croissance, vers la fin de laquelle le cytoplasme se charge de vitellus. Les ovocytes arrivés au terme de leur croissance subissent les phénomènes de maturation ; ces derniers débuts dans l'ovaire et se poursuivent, après la ponte, dans la chambre incubatrice où s'effectue ensuite la fécondation. Au moment de la ponte, les œufs sont en métaphase I ; les deux divisions de maturation se succèdent à court intervalle et les globules polaires qui en sont issus ne se redivisent pas. Le spermatozoïde pénètre dans l'œuf vers la fin de la seconde cinèse de maturation. Les pronucléi ne fusionnent pas et se divisent chacun séparément à la première mitose de segmentation. Enfin, le nombre diploïde de chromosomes paraît être de 26.

CHAPITRE III

EVOLUTION DE L'ŒUF DANS LA CHAMBRE INCUBATRICE

1. Modifications dans la forme et les dimensions de l'œuf; nombre des œufs, durée du développement embryonnaire.

Si l'on observe des œufs de *G. Duebeni* prélevés dans la chambre incubatrice d'une femelle, peu de temps après la ponte, on constate qu'ils ont à peu près la forme d'un ellipsoïde de révolution dont le grand axe est notablement plus grand que le petit axe. Par contre, si l'on mesure des œufs peu de temps avant l'éclosion, on s'aperçoit que les proportions ne sont plus les mêmes. En effet, les œufs ont beaucoup augmenté de volume, mais le grand axe s'est nettement moins allongé que le petit axe, les œufs se rapprochant de la forme sphérique. C'est ainsi que les dimensions moyennes d'œufs pondus par une femelle de 9 millimètres de longueur et examinés, vivants, dans la journée qui suit la ponte sont de 0 mm. 640 pour le grand axe et 0 mm. 436 pour le petit axe ; alors que des œufs prélevés peu de temps avant l'éclosion dans la chambre incubatrice d'une femelle de même taille que la précédente, mesurent environ 0 mm. 756 sur 0 mm. 640.

Le calcul du rapport du volume final au volume initial montre que l'augmentation de la capacité de l'œuf est considérable. En effet le grand axe étant l'axe de révolution de l'ellipsoïde :

$$\frac{V_f}{V_i} = \frac{\frac{4}{3} \pi \left(\frac{0,640}{2} \right)^2 \times \frac{0,756}{2}}{\frac{4}{3} \pi \left(\frac{0,436}{2} \right)^2 \times \frac{0,640}{2}} = 2,54.$$

Le volume des œufs avant l'éclosion est donc environ de deux fois et demie le volume initial. Il en résulte un accroissement important de la surface extérieure de l'œuf, ce qui implique une grande élasticité de la membrane d'enveloppe ou chorion. L'augmentation

du volume des œufs, au cours de l'embryogénèse, doit contribuer à assurer leur maintien dans la chambre incubatrice ; nous avons vu en effet précédemment, que les œufs qui ne se développent pas tombent au bout de peu de temps, dans le milieu ambiant. Vers la fin de l'embryogénèse, la masse des œufs distend largement la cavité incubatrice ; les oostégites s'écartent les uns des autres sur la ligne médiane ventrale mais leurs longues soies restent enchevêtrées et maintiennent les œufs en place.

Un accroissement analogue des œufs, vers la fin du développement embryonnaire, a déjà été signalé chez d'autres Crustacés et en particulier par SOLLAUD (1922, p. 186), pour les œufs des *Palemoninae*. Mais cet auteur a observé, en ce qui concerne la longueur relative des axes, un changement inverse de celui que j'ai moi-même constaté pour les œufs du *G. Duebeni*. L'œuf des *Palemoninae* primitivement globuleux, presque sphérique, est beaucoup plus allongé au moment de l'éclosion.

Les modifications dans la forme et les dimensions de l'œuf, au cours du développement embryonnaire, s'accompagnent de changements dans sa coloration. Les œufs qui viennent d'être pondus sont noirs ; cette teinte est due à la coloration du vitellus. Au fur et à mesure que l'embryon utilise ses réserves, l'œuf ne présente plus qu'une région de coloration noire ; cette région se réduit de plus en plus et, à un stade donné, la masse des œufs paraît blanche ponctuée de noir. Ensuite la teinte générale des œufs passe au jaune pâle, puis peu à peu à l'orange et on voit apparaître deux taches de pigment rouge qui correspondent aux yeux des embryons. A ce moment, l'éclosion est proche. Avec un peu d'habitude, on peut donc se rendre compte, d'après la coloration, du degré de développement des œufs, sans avoir besoin de manipuler la femelle.

Tous les œufs d'une même portée évoluent à peu près synchroniquement. Cependant, j'ai observé que l'éclosion des œufs situés dans la profondeur de la chambre incubatrice, sur la face ventrale du péréion, retarde de quelques heures sur celle des autres.

Le nombre des œufs formant la ponte des femelles de *G. Duebeni* est variable. Il dépend de l'âge et par suite de la taille des femelles, mais il varie aussi pour des femelles de même taille récoltées dans un même milieu. En général, les femelles mesurant de 7 à 8 millimètres (mesure effectuée du bord antérieur du céphalon au bord postérieur de l'urosome) pondent de 10 à 30 œufs ; celles qui mesu-

rent de 9 à 10 millimètres pondent de 30 à 50 œufs et les femelles mesurant de 11 à 12 millimètres pondent de 50 à 90 œufs.

La durée de la vie embryonnaire varie suivant la température. Au laboratoire, à 18° C., elle est en moyenne de 13 ou 14 jours. Les jeunes nouvellement éclos restent encore un ou deux jours dans la chambre incubatrice. La durée du développement embryonnaire est inférieure de quelques jours seulement au temps qui sépare deux pontes successives (20 jours en moyenne pour les femelles normales de mes élevages) ce qui explique que les femelles appariées présentent souvent des œufs en cours de développement dans leur chambre incubatrice. L'aération de l'eau est une condition nécessaire, mais non suffisante, à la bonne marche de l'embryogénèse. En effet, des œufs prélevés dans le marsupium et mis dans une eau bien aérée s'arrêtent plus ou moins tôt dans leur développement. Il semble bien que l'action mécanique des pléopodes est indispensable au développement de l'œuf, non seulement par le courant d'eau qu'elle entretient dans la chambre incubatrice mais également par le brassage des œufs qu'elle produit. A l'appui de cette façon de voir, je rappelle que les œufs qui sont situés au fond du marsupium, contre la face ventrale du péréion de la femelle, bien qu'ils profitent du courant d'eau qui traverse la chambre incubatrice, éprouvent un léger retard dans la marche de l'embryogénèse. Il est probable, qu'à cet endroit, l'action mécanique des pléopodes est déjà amortie; cependant le brassage est encore suffisant puisque l'éclosion de ces œufs, bien qu'un peu plus tardive, est normale.

2. Membranes embryonnaires et éclosion.

Examinons des œufs de *Gammarus Duebeni* une heure environ avant l'éclosion afin de nous rendre compte du nombre et des rapports des enveloppes larvaires.

L'œuf est entouré par un chorion chitineux (fig. 9, Ch.) de faible épaisseur et, comme il en est déjà pourvu à la sortie de l'oviducte, il est vraisemblable que ce chorion est sécrété par les cellules folliculaires qui entourent l'œuf dans l'ovaire. Il est possible d'isoler ce chorion à l'aide de deux aiguilles très fines; pendant cette opération, on peut se rendre compte qu'il n'adhère en aucun point aux membra-

nes sous-jacentes. L'enveloppe de l'œuf étant enlevée, l'embryon reste replié sur lui-même bien qu'il se contracte puis se détende assez violemment. On constate alors qu'il est maintenu dans sa courbure primitive par une première cuticule embryonnaire (fig. 9, C_1) qui l'entoure de toutes parts. Sur l'œuf intact, cette cuticule est appliquée contre la paroi interne du chorion et en épouse la forme. La première cuticule embryonnaire est plus mince que le chorion; elle est uniformément lisse, sauf au niveau de la glande dorsale de l'embryon

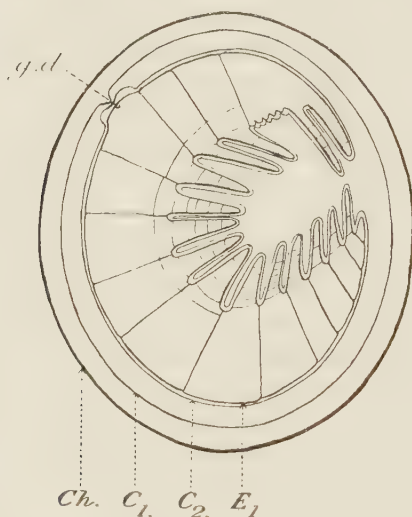


Fig. 9. — *G. Duebeni*. Schéma de la structure de l'œuf avant l'éclosion.
Ch., chorion; C_1 première cuticule embryonnaire; C_2 seconde cuticule embryonnaire; E_1 cuticule du jeune à la naissance; *g. d.*, glande dorsale.

(fig. 9, *g. d.*) où elle présente une série d'épaississements chitineux rayonnants qui en limitent l'orifice. Elle s'invagine au niveau de cet orifice et en ce point adhère fortement à l'embryon.

Si l'on débarrasse l'embryon de la première cuticule embryonnaire, il se détend dans le milieu ambiant. Un nouvel examen permet alors d'observer la présence d'une seconde cuticule embryonnaire pellucide (fig. 9, C_2) qui recouvre uniformément la région dorsale de l'embryon et se réfléchit en certain nombre de fois sur la face ventrale, formant une gaine complète à chacun des appendices. La seconde cuticule embryonnaire est lisse et ne présente aucune

trace de segmentation. Par transparence, elle laisse apercevoir des appendices parfaitement constitués, nettement segmentés et pourvus d'épines et de soies. Cette seconde cuticule est particulièrement bien visible à l'extrémité de tous les appendices (fig. 10, C_2) où elle est repoussée et détachée de la surface des téguments par la croissance des épines et des soies.

La première cuticule embryonnaire est très difficile à observer sur des œufs vivants ; sur coupes, elle passe absolument inaperçue parce qu'elle est intimement appliquée contre le chorion. C'est sans



Fig. 10. — *G. Duebeni*. Maxillipède d'un embryon prêt à éclore. — *p.*, palpe ; *l. e.*, lobe externe ; *l. i.*, lobe interne ; C_2 seconde cuticule embryonnaire, $\times 830$.

doute pour cette raison qu'elle n'a jamais été signalée jusqu'ici chez les Gammariens. On arrive à la mettre en évidence à la dissection et aussi en transportant les œufs de *G. Duebeni* dont le développement s'effectue normalement en eau saumâtre, dans de l'eau douce légèrement teintée. Par suite de la différence de pression osmotique, le liquide coloré pénètre lentement sous le chorion et le distend légèrement, alors qu'il n'a pas encore eu le temps de pénétrer sous la première cuticule embryonnaire qui se trouve ainsi décollée et séparée, par une mince zone colorée, de la coque de l'œuf. Cette première cuticule est de formation précoce et paraît correspondre à une cuticule blastodermique ; mais seule l'étude suivie

de l'embryogénèse pourrait fixer exactement le stade auquel elle est sécrétée.

L'existence de la seconde cuticule embryonnaire a été observée par DELLA VALLE (1893, p. 274) chez *Gammarus pungen* M. EDW., *Erichthonius difformis* M. EDW. et *Ampelisca diadema* A. COSTA. Il est probable qu'elle existe chez tous les Gammariens vers la fin de la vie embryonnaire.

Dans l'œuf du *G. Duebeni*, trois cuticules sont donc successivement sécrétées par les cellules ectodermiques de l'embryon : deux cuticules ou exuvies embryonnaires et enfin la cuticule propre du jeune *Gammarus* prêt à éclore qui constituera la première exuvie post-embryonnaire.

On a signalé, chez d'autres Crustacés, l'existence d'une ou deux exuvies embryonnaires. PYATAKOV (1926) a montré que chez l'*Argulus*, une première cuticule se forme pendant les phases Nauplius et Métanauplius puis qu'il s'en forme plus tard une deuxième et qu'elles sont rejetées à l'éclosion. Une mue Nauplienne a été décrite également chez certains Malacostracés. Enfin, SOLLAUD (1922, p. 189) signale la présence d'une exuvie prozoéenne chez les Décapodes, exuvie dont les larves se débarrassent à l'éclosion ou immédiatement après ⁽¹⁾.

A l'intérieur de l'œuf, l'embryon présente un recourbement à concavité ventrale, si accentué, que le telson vient se juxtaposer au bord antérieur du céphalon. Pendant les quelques heures qui précèdent l'éclosion, le jeune *Gammarus* effectue dans l'œuf une série de mouvements saccadés ; il bombe la région dorsale de son péréion et de son céphalon en même temps qu'il détend et rétracte successivement et à plusieurs reprises son urosome. A un moment donné, sous ses efforts souvent répétés, la coque de l'œuf et la première membrane embryonnaire se rompent au niveau de l'urosome, au point de contact avec la paroi dorsale du telson et ce dernier émerge de la coque de l'œuf. Puis, on observe une nouvelle série de contractions tout le long du bord dorsal du péréion et du pléon. Par suite des mouvements de l'embryon, la fente primitive s'élargit et les valves qui en résultent s'ouvrent de plus en plus largement.

(¹) SOLLAUD (1922, p. 192) précise que pour certains Décapodes l'exuvie embryonnaire est rejetée seulement après l'éclosion parfois même assez longtemps après (1 ou 2 jours pour *Porcellana platycheles*).

Alors, les uropodes commencent à apparaître, puis tout l'urosome et enfin les extrémités des péréiopodes. Les antennes repliées de chaque côté du céphalon se relèvent lentement et viennent se placer à 45° de leur situation primitive puis le céphalon avec ses appendices émerge des enveloppes larvaires.

Presque en même temps s'effectue le rejet de la deuxième cuticule embryonnaire, mais comme celle-ci est très mince et intimement appliquée sur la paroi dorsale du corps de l'embryon, je n'ai pu déterminer exactement en quel point la rupture se produit. Je sup-



Fig. 11. — *G. Duebeni*. Le jeune et ses enveloppes embryonnaires à la fin de l'éclosion (demi-schématique). — C_1 et C_2 , 1^{re} et 2^e cuticules embryonnaires ; *ch.*, chorion ; *g. d.*, empreinte de la glande dorsale.

pose que toute la région dorsale de cette deuxième cuticule se détache, grâce à deux fentes latérales, à peu près comme pour une mue post-embryonnaire. Dans tous les cas, la région dorsale s'en débarrasse d'abord et les appendices ensuite.

Des mouvements de va-et-vient de l'urosome et de ses appendices font alors avancer les membranes embryonnaires qui, après avoir découvert complètement la tête, glissent le long du bord dorsal du péréion, du pléon puis de l'urosome et se trouvent enfin rejetées à l'extrémité des uropodes. A ce stade, le jeune animal frotte ses antennes et ses gnathopodes contre ses uropodes pour achever de les débarrasser des membranes embryonnaires. Le chorion de l'œuf, les première et deuxième exuvies embryonnaires,

au moment de leur expulsion, sont étroitement accolés au niveau de la région dorsale de l'embryon et difficiles à séparer. La figure 11 représente un jeune *G. Duebeni* à la fin de l'éclosion. Le chorion de l'œuf a été séparé, à l'aide de fines aiguilles, des deux exuvies embryonnaires. On reconnaît la première de ces deux exuvies à l'empreinte de la glande dorsale; la deuxième recouvre encore les uropodes et le telson.

L'éclosion dure une minute environ. On ne retrouve jamais, dans la chambre incubatrice, les membranes embryonnaires des jeunes *Gammarus* qui en sont issus; ils les dévorent dès qu'ils en sont libérés.

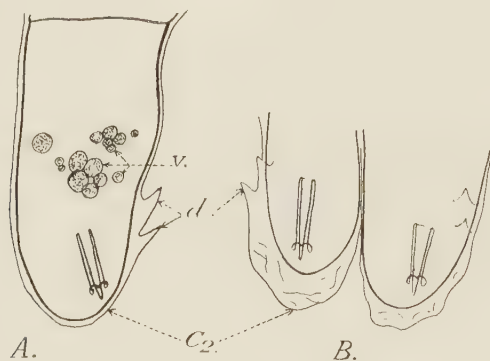


Fig. 12. — *G. Duebeni*. Le telson d'un individu prêt à sortir de l'œuf. — A. Un des lobes du telson vu de profil. — B. Telson vu du côté dorsal. — C_2 deuxième cuticule embryonnaire; $d.$, dents de rupture; $v.$, vacuoles colorées par le rouge neutre. $\times 620$.

J'ai observé que la rupture simultanée du chorion et de la première membrane embryonnaire ne se produit pas en un point quelconque de l'œuf, mais toujours au niveau de l'urosome et que le telson fait saillie, en premier, hors de l'œuf. L'examen de cette région m'a permis de constater que la deuxième cuticule présente, au niveau de chacun des deux lobes du telson, une paire de dents chitineuses dont les pointes sont inclinées vers la région proximale du telson et s'appuient sur les enveloppes de l'œuf (fig. 12, d). La présence de ces dents n'a jamais été signalée jusqu'à ce jour. Ce sont des organes strictement embryonnaires et propres à la deuxième cuticule, car on ne les retrouve pas sur le telson du jeune

Gammarus qui vient d'éclore. On peut supposer que les mouvements répétés de tension et de rétraction de l'urosome provoquent l'accrochage de ces dents chitineuses sur les membranes de l'œuf et leur rupture à ce niveau. Ce sont les mouvements de l'embryon qui achèvent la déhiscence des membranes embryonnaires. J'ai observé en outre, au moment de l'éclosion, dans chacun des lobes du telson, la présence d'un amas jaunâtre formé de cellules d'aspect glandulaire dont le cytoplasme présente une réaction acide. Si l'on place des œufs prêts à éclore dans une solution de rouge neutre il y a coloration en rouge vif de vacuoles de taille diverse, dans la région correspondante de chaque lobe du telson (fig. 12, v). On peut se demander si le produit élaboré par ces cellules n'est pas susceptible de compléter l'action mécanique des dents de rupture, soit qu'il en provoque la turgescence, soit qu'il ait une action cytolytique sur les membranes de l'œuf ⁽¹⁾.

Il existe donc un dispositif spécial, sous forme de ces deux paires de dents portées par la deuxième cuticule, auquel on peut attribuer le rôle d'appareil de rupture des deux premières enveloppes de l'œuf, alors que la deuxième cuticule paraît être éliminée d'une façon analogue au rejet d'une exuvie post-embryonnaire. Mais, quoi qu'il en soit, les exuvies embryonnaires sont éliminées simultanément à l'éclosion, en même temps que le chorion de l'œuf.

*
* *

On sait qu'il existe sur la région dorsale de l'embryon des Gammariens, un organe formé par un certain nombre de cellules ectodermiques allongées, groupées autour d'un axe et invaginées dans le vitellus. Cet organe correspond à ce que les auteurs appellent l'organe dorsal ou glande dorsale. On l'homologue aux organes latéraux ou dorsaux-latéraux des Mysidacés et des Isopodes et à la plaque apicale des Décapodes. On sait également qu'il peut exister simultanément un ou plusieurs de ces organes ou deux

(1) Il pourrait avoir par exemple une action cytolytique comparable à celle qui est exercée par le produit de sécrétion qui digère la membrane operculaire chez les Batraciens Anoures, au moment de la métamorphose (WEBER, 1925); et par celui qui digère la coque de l'œuf, au moment de l'éclosion, chez les Poissons Téléostéens (REMOTTI, WINTREBERT, BOURDIN, 1926).

organes successifs chez les Crustacés mais le rôle de ces organes est encore énigmatique ⁽¹⁾.

DAWYDOFF (1928, p. 422) admet, d'accord avec TERAQ (1923) et PIATAKOV (1926) que, chez les Crustacés, les organes dorsaux sont en relation étroite avec la mue de l'embryon.

Chez l'*Argulus* par exemple, PIATAKOV observe deux membranes embryonnaires et signale l'existence de deux organes dorsaux successifs qui correspondent respectivement à chacune d'elles. Il montre que le second organe dorsal sécrète un liquide entre la première et la deuxième cuticule embryonnaire et suppose que c'est la pression de ce liquide qui provoque la déhiscence du

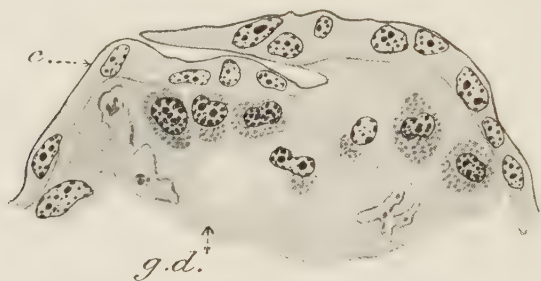


Fig. 13. — Coupe de la glande dorsale d'un embryon fixé au moment de l'éclosion $\times 830$.

chorion et de la première cuticule. De plus, cet auteur observe que la rupture de la première membrane embryonnaire se produit au niveau de la cicatrice de l'organe dorsal. Il en déduit que l'organe dorsal constitue chez les *Argulus* une adaptation à la mue embryonnaire et prépare en outre la cicatrice de rupture.

Dans l'œuf du *G. Duebeni*, nous avons vu qu'il se forme successivement deux cuticules embryonnaires, mais je n'ai observé qu'un seul organe dorsal. Cet organe apparaît très tôt, au cours du développement embryonnaire, et l'on peut observer sur la première cuticule de l'embryon la présence d'une cicatrice formée par les épais-

⁽¹⁾ Voir à ce sujet : 1898, Dr J. NUSBAUM et WITOLD SCHREIBER, *Biologisches Centralblatt*, Bd. 18, pp. 736-746 ; Ed. SOLLAUD, suppl. V, *Bull. Biol. France et Belgique*, pp. 153-157, 1928 ; DAWYDOFF, *Traité d'embryologie comparée des Invertébrés*, pp. 421-422.

sissements chitineux qui en marquaient l'orifice. Il semble bien que c'est ce même organe que l'on retrouve en voie de destruction, chez l'embryon prêt à éclore, au niveau de cette cicatrice. Il est alors situé dans la région antérieure dorsale du troisième segment du péréion.

Chez les jeunes embryons de *G. Duebeni*, l'organe dorsal est constitué comme une véritable glande et paraît fonctionner, pendant un certain temps, comme telle; le produit sécrété serait rejeté sous le chorion de l'œuf. Mais, si l'on examine des embryons à l'approche de l'éclosion, on observe, au niveau de la glande dorsale, un afflux d'éléments amiboïdes qui s'insinuent entre les cellules glandulaires et les détruisent (fig. 13) de telle sorte que, chez le jeune *Gammarus* qui vient d'éclore, l'organe dorsal a disparu.

La cicatrice de l'organe dorsal qui existe sur la première cuticule de l'embryon du *G. Duebeni* ne correspond pas à une zone de rupture comme cela a été observé pour *L. Argulus*, puisque nous avons vu que la rupture de cette première cuticule se produit toujours au niveau du telson de l'embryon. D'ailleurs, on retrouve cette cicatrice intacte, après l'éclosion, sur la cuticule rejetée (fig. 11, *g. d.*). Enfin, le fonctionnement de la glande dorsale ne paraît pas intervenir dans la déhiscence du chorion et de la première cuticule puisqu'il cesse bien avant l'éclosion.

Si la glande dorsale n'intervient pas dans l'éclosion et le rejet des cuticules exuviales, on peut se demander quel est son rôle? De nombreuses hypothèses ont été émises à ce sujet; je me réserve de les examiner et de reprendre l'étude de l'évolution et du rôle de cet organe dans un travail ultérieur.

En résumé, pendant le développement embryonnaire, les œufs subissent une forte augmentation de volume et, en même temps, un changement de proportions. La durée de la vie embryonnaire est en moyenne, dans les conditions de l'élevage au laboratoire, de 13 à 14 jours; elle est inférieure de quelques jours au temps qui sépare deux pontes consécutives (20 jours en moyenne) et les jeunes nouvellement éclos restent 1 ou 2 jours dans la chambre incubatrice. L'examen d'œufs prêts à éclore, m'a permis de mettre en évidence l'existence, sous le chorion de l'œuf, de deux cuticules ou exuvies embryonnaires. La première, la plus externe, est appliquée contre la paroi interne du chorion dont elle épouse la forme. La seconde

recouvre uniformément la région dorsale de l'embryon et se réfléchit un certain nombre de fois sur la face ventrale, formant une gaine complète à chacun des appendices. Il existe sur la deuxième cuticule, au niveau de chacun des lobes du telson de l'embryon, une paire de dents chitineuses qui, au moment de l'éclosion, jouent le rôle de dents de rupture vis-à-vis du chorion de l'œuf et de la première cuticule embryonnaire, alors que la seconde cuticule paraît être éliminée de la même façon qu'une exuvie post-embryonnaire. Les exuvies embryonnaires et le chorion de l'œuf sont rejetés simultanément à l'éclosion. Enfin, contrairement à ce qui a été observé chez des Copépodes, les Argules, l'organe dorsal qui existe chez les embryons de *G. Duebeni* paraît ne jouer aucun rôle dans l'éclosion.

DEUXIÈME PARTIE

RECHERCHES SUR LE DÉTERMINISME DES CARACTÈRES SEXUELS SECONDAIRES CHEZ QUELQUES GAMMARIENS

CONSIDÉRATIONS PRÉLIMINAIRES LA QUESTION DU DÉTERMINISME DES CARACTÈRES SEXUELS SECONDAIRES CHEZ LES CRUSTACÉS

Une étude du déterminisme des caractères sexuels secondaires n'a jamais été effectuée, chez les Amphipodes, et toutes les données que nous possédons actuellement à ce sujet pour les Crustacés proviennent, presque pour la totalité, de l'observation de la castration parasitaire chez les Décapodes. En effet, chez les Crustacés autres que ces derniers, un seul cas de castration parasitaire paraît avoir été étudié; c'est celui d'un Copépode : *Cyclops albidus* JUR. (= *tenuicornis* CLS.) infesté par des larves de Distomes ⁽¹⁾. D'autre part, en dehors de la castration parasitaire, les seules observations se rapportant au déterminisme des caractères sexuels secondaires sont celles qui ont été effectuées par Mme HÆMMERLI-BOVERI (1926), au cours d'expériences de castration par irradiation des femelles d'un Crustacé Isopode, *Asellus aquaticus* L.

Il m'a semblé utile, avant d'aborder une étude du déterminisme des caractères sexuels secondaires chez les Amphipodes Gammariens,

⁽¹⁾ HERRICK (1883) signale que les individus parasités présentent toute leur vie des caractères embryonnaires.

de résumer rapidement ici les résultats des recherches effectuées à ce sujet chez les Crustacés.

C'est GIARD (1886-1887) qui le premier a mis en évidence dans ce groupe, sous le nom de « castration parasitaire », les modifications importantes produites chez l'hôte par la présence d'un parasite ⁽¹⁾ : castration des individus sous l'influence du parasite, coïncidant avec des modifications des caractères sexuels secondaires de l'hôte ⁽²⁾. GIARD a d'ailleurs distingué la castration directe de la castration indirecte. Dans la première, le parasite se développe dans les organes génitaux eux-mêmes ; c'est le cas par exemple du *Portunus depurator* dont les glandes génitales sont parasitées par *Distomum megastomum* (CAULLERY, 1922, p. 255). Dans la seconde, le parasite se développe non plus dans les gonades, mais à leur voisinage plus ou moins immédiat ; ce cas est le plus fréquent et c'est celui dont il va être question ici.

Un exemple très significatif de castration parasitaire indirecte est celui qui a été observé par M. CAULLERY (1908), sur des *Peltogaster curvatus* fixés sur des Pagures et parasités par un Cryptoniscien *Liriopsis pygmaea*. Lorsque les *Peltogaster* portent leur parasite, les ovocytes, dans l'ovaire, sont toujours en voie de dégénérescence. Par contre, chez les *Peltogaster* qui ont porté antérieurement un *Liriopsis*, ce qu'on reconnaît à l'orifice qui persiste dans le manteau, l'ovaire est régénéré et mûrit régulièrement ses ovocytes.

S. MOUCHET (1931) a fait une observation du même ordre, portant sur un mâle d'*Eupagurus bernhardus* non parasité et présentant des testicules fonctionnels au moment de l'observation. L'examen de la partie distale du canal déférent et de la morphologie externe de ce Pagure révélait l'existence d'altérations antérieures du système génital sous l'influence d'un parasite (probable-

(1) Le premier fait de cet ordre a été signalé par PÉREZ (1879) chez des Abeilles, les *Andrènes*, parasitées par un Insecte du genre *Stylops*.

(2) Dans tous les travaux relatifs à la castration parasitaire, le mot « castration » est employé dans un sens très large, différent de son sens initial. Il marque généralement la stérilité de l'individu, que les gonades soient détruites ou seulement inhibées et par suite, aussi bien une stérilité temporaire que définitive. Le terme de « castration parasitaire » au sens de GIARD, apparaît aujourd'hui impropre à désigner l'ensemble des modifications produites chez l'hôte par le parasite ; nous verrons en effet par la suite que, dans certains cas, les caractères sexuels secondaires des individus parasités peuvent être très modifiés sans qu'il y ait castration.

ment un *Athelges*). A la suite de la disparition du parasite les glandes génitales ont donc repris leur fonctionnement.

Depuis les recherches de GIARD (1886-1904), de nombreux auteurs et en particulier POTTS (1906 et 1909), SMITH (1910-1913), R. COURRIER (1921), VAN OORDT (1928), CAROLI (1929), TUCKER (1930), MOUCHET (1931), ont observé de nouveaux cas de castration parasitaire chez les Crustacés Décapodes. Certains auteurs : POTTS (1909), SMITH (1912), ROBSON (1912), ne se bornant pas à une étude morphologique des individus parasités, ont envisagé le problème au point de vue physiologique et lui ont fait faire d'importants progrès. Cependant, la question du déterminisme des caractères sexuels secondaires est loin d'être résolue puisque dans un travail récent, S. MOUCHET (1931), a pu dire que les faits accumulés par l'observation de la castration parasitaire « sont encore dans un chaos dans lequel il est bien difficile de mettre de l'ordre ».

Remarquons tout d'abord que, chez les Décapodes, les parasites dont la présence s'accompagne à la fois de phénomènes de castration et de modifications des caractères sexuels secondaires appartiennent en général aux deux ordres des Rhizocéphales et des Iso-podes Epicarides (¹).

Au point de vue morphologique, les effets du parasitisme observés chez les Crustacés Décapodes, se présentent d'une manière différente pour chaque sexe et, d'après les travaux des auteurs précédemment cités, je vais essayer de les résumer rapidement.

Les mâles parasités présentent des gonades plus ou moins atrophiées, allant de glandes génitales intactes et fonctionnelles, jusqu'à des testicules complètement atrophiés. Leurs caractères sexuels secondaires sont modifiés à différents degrés dans le sens femelle et l'on peut observer tous les intermédiaires, entre des individus présentant une féminisation très accusée et ceux qui sont faiblement modifiés. La féminisation porte sur la forme de l'abdomen, sur la forme et la taille des pinces et enfin, sur le développement

(¹) On sait que tous les parasites n'entraînent pas des modifications de cet ordre. S. MOUCHET (1931) signale par exemple que les Pagures (*Eupagurus bernhardus*) parasités par un Gordiacé (*Nectonema agile* VERRILL) ne présentent d'altération ni des gonades ni des caractères sexuels secondaires et que l'*Anapagurus hyndmanni*, bien que castré par le Turbellarié *Fecampia erythrocephala* ne présente pas de modification de ses caractères sexuels secondaires.

des pléopodes normalement caractéristiques de la femelle ; ces derniers appendices sont d'ailleurs de taille inférieure à ceux des femelles normales.

En général, on ne constate aucune proportionnalité entre les modifications des gonades et celles des caractères sexuels secondaires et l'on peut observer, dans certains cas, une féminisation poussée au maximum chez des mâles présentant des testicules fonctionnels. A ce point de vue, les observations de R. COURRIER (1921) sur des *Carcinus maenas* ♂ parasités par des Sacculines et de S. MOUCHET (1931) sur certains *Eupagurus bernhardus* ♂ parasités par *Athelges Paguri* sont particulièrement démonstratives. Elles permettent de conclure que les caractères sexuels secondaires du mâle ne dépendent pas du fonctionnement des gonades et que testicules et caractères sexuels secondaires réagissent chacun pour leur propre compte et indépendamment à l'action du parasite.

Les femelles parasitées ont été beaucoup moins étudiées que les mâles, sans doute parce qu'elles ne sont pas aussi sensiblement affectées par la présence de parasites. Les modifications présentées par les glandes génitales des femelles parasitées n'ont pas toujours été précisées. En général, les auteurs indiquent seulement que ces femelles sont castrées ; cependant, TUCKER (1930) signale que chez les femelles d'*Upogebia littoralis* parasitées par un Epicaride *Gyge branchialis*, les ovaires sont inhibés mais ne présentent pas d'anomalies caractéristiques. Dans une note toute récente, PÉREZ (1933) montre que chez les femelles de *Macropodia* parasitées par des Sacculines, la dégénérescence de l'ovaire est réalisée par la digestion phagocytaire des gros oocytes résorbés par leur follicule. Les éléments les plus jeunes gardent au contraire leur vitalité et restent en attente jusqu'au moment où le Crabe, éventuellement débarrassé de sa Sacculine et guéri, pourra reprendre son activité reproductrice. Au point de vue des caractères sexuels secondaires, les femelles parasitées ne se distinguent guère des femelles normales que par quelques modifications des pattes ovigères ; ces dernières présentent une réduction de taille, perdent leurs soies et se rapprochent ainsi des pléopodes du mâle.

Au point de vue physiologique, les recherches de PORTS sur des Pagurides infestés par *Peltogaster*, de SMITH et ROBSON sur des *Carcinus maenas* parasités par des Sacculines, ont montré que la présence des parasites entraîne des modifications sensibles du

métabolisme de l'hôte (stimulation de la fonction glycogénique, modification de la teneur en graisses du foie et du sang). CAULLERY (1922, p. 254), a synthétisé d'une façon très expressive les résultats obtenus par ces derniers auteurs en disant que le parasite *détermine chez son hôte, quel qu'en soit le sexe, la réalisation du métabolisme caractéristique des femelles*. On peut donc considérer que, chez la femelle, le parasite se substitue à l'ovaire pour réaliser un métabolisme du même ordre alors que, chez le mâle, le métabolisme est modifié dans le sens femelle. La féminisation des mâles serait donc le résultat de la variation du métabolisme sous l'action du parasite. Quant aux différences constatées dans l'importance de la féminisation, elles dépendent d'une part, de l'âge auquel le parasite a pénétré dans l'hôte et d'autre part, du temps qui s'est écoulé depuis sa pénétration.

La conclusion qui se dégage de l'ensemble de ces recherches sur la castration parasitaire chez les Décapodes est que, dans ce groupe, la différenciation des caractères sexuels secondaires est indépendante des gonades et dépend étroitement du métabolisme.

En dehors des données qui proviennent de l'étude de la castration parasitaire, les seules observations se rapportant au déterminisme des caractères sexuels secondaires, chez les Crustacés, sont celles qui ont été effectuées par Mme HAEMMERLI-BOVERI (1926), au cours d'expériences de castration par irradiation des femelles d'un Crustacé Isopode, *Asellus aquaticus* L.. Les femelles adultes de cette espèce présentent, au cours des mues successives, deux formes d'oostégites : l'une étroite, l'autre large, qui alternent régulièrement. La présence d'oostégites à forme large est en rapport avec l'incubation des œufs et leur apparition précède toujours une ponte ; il se produit donc une ponte toutes les deux mues. Mme HAEMMERLI-BOVERI a détruit par irradiation au bromure de Radium les ovaires d'un certain nombre de femelles. Les individus ainsi castrés ont en général continué à muer régulièrement mais leurs oostégites n'ont pas continué à présenter périodiquement leur forme large et sont toujours restés à l'état de lamelles étroites. Il en résulte que la présence d'oostégites à forme large, chez les Aselles, serait conditionnée par le fonctionnement ovarien.

On voit, par cet exposé, que les résultats obtenus de l'étude de la castration parasitaire chez les Décapodes et de la seule expé-

rience de castration, réalisée chez un Isopode, sont assez contradictoires. Il faut d'ailleurs remarquer que ces résultats portent sur des individus appartenant à deux ordres très différents : Décapodes et Isopodes et que les caractères sexuels secondaires étudiés pour chacun d'eux ne sont pas comparables.

Il m'a semblé que la confrontation des données de la castration parasitaire et de celles qui pourraient être obtenues d'une étude de castration expérimentale serait cependant susceptible d'apporter quelque éclaircissement au problème du déterminisme des caractères sexuels secondaires si, dans les deux cas, les individus étudiés appartenaient au même ordre de Crustacés et si les caractères envisagés étaient comparables. C'est de ce point de vue que je me propose d'aborder le problème chez les Amphipodes Gammariens. Mais, avant de commencer cette étude, il m'a paru indispensable d'exposer la question du dimorphisme sexuel chez les Gammariens, afin de bien préciser la nature des caractères sexuels secondaires sur lesquels porteront ces recherches. Ce sera l'objet d'un premier chapitre ; le suivant sera consacré à une étude détaillée de la castration expérimentale et de ses conséquences et le troisième traitera des effets du parasitisme en rapport avec les gonades et les caractères sexuels secondaires. La castration expérimentale sera étudiée en premier lieu parce qu'elle porte sur des individus d'élevage et donne, au point de vue qui nous occupe, des résultats plus précis qu'une étude des effets du parasitisme qui porte sur un lot d'individus récoltés dans la nature. Enfin, dans un dernier chapitre, les résultats obtenus seront confrontés et discutés.

CHAPITRE IV

LE DIMORPHISME SEXUEL CHEZ LES GAMMARIENS

On sait que, chez les Amphipodes Gammariens, les sexes sont en général séparés (voir Part. I, Chap. II). En dehors de la nature des gonades et des différences qui existent entre les conduits génitaux, les mâles et les femelles se distinguent par un ensemble de caractères qui apparaissent d'une façon plus ou moins visible sur certains organes externes et que l'on peut désigner, selon l'habitude, sous le nom de caractères sexuels secondaires, sans préjuger de leur mode de conditionnement.

Ces différences sexuelles se manifestent de plusieurs manières :

1° Par la présence d'organes propres à chaque sexe, les uns en rapport avec la fécondation : pénis des mâles ; les autres en rapport avec l'incubation : oostégites des femelles.

2° Par les variations que présentent, suivant le sexe, certains organes communs aux mâles et aux femelles. Ces variations portent sur la morphologie et sur la croissance relative de ces organes.

3° Par des différences de la croissance totale du corps.

Je vais exposer rapidement ici, comment se présentent ces différences sexuelles chez les Gammariens.

1. Différences sexuelles portant sur la présence d'organes propres à chaque sexe.

Pénis. — Chez les mâles de Gammariens, on peut observer deux pénis à l'extrémité desquels s'ouvrent les orifices des canaux déférents. Ce sont deux petits appendices situés côte à côte au niveau inférieur du 7^e segment du péréion, de part et d'autre de la ligne médiane ventrale. Ils sont dépourvus d'armature chitineuse interne et présentent un système de muscles dont la contraction

provoque la projection du sperme dans la chambre incubatrice de la femelle (voir part. I, chap. II).

Oostégites. — Chez les femelles, existe une chambre incubatrice située sous la face ventrale du péréion. Elle est formée par quatre paires d'appendices foliacés appelés lames ovigères, lamelles incubatrices ou oostégites ⁽¹⁾. Ces appendices sont insérés sur la face interne des épimères correspondants aux 2^e, 3^e, 4^e et 5^e segments du péréion et dirigés vers le plan de symétrie de l'animal ⁽²⁾. Leur taille décroît progressivement de la première à la quatrième paire. Ils sont de faible épaisseur, transparents et de plus légèrement recourbés, leur concavité étant tournée vers la face ventrale du péréion.

Les oostégites situés d'un même côté chevauchent les uns sur les autres et débordent un peu sur ceux qui sont situés du côté opposé. Ils forment le plancher et les parois latérales de la chambre incubatrice et la paroi ventrale du péréion en forme le plafond. Cette chambre est fermée en arrière par la dernière paire d'oostégites et en avant, elle s'ouvre entre les gnathopodes, sous les pièces buccales. Elle est traversée par un courant d'eau continu, entretenu par les mouvements de progression de l'animal, et par les battements des pléopodes.

Les orifices génitaux de la femelle s'ouvrent à la base des oostégites de la quatrième paire c'est-à-dire, au niveau du cinquième segment du péréion. Au moment de la ponte, les œufs tombent de ces orifices dans la chambre incubatrice où ils poursuivront tout leur développement embryonnaire.

Chez les femelles impubères, les oostégites présentent des bords lisses, alors que chez les femelles adultes, ces appendices sont bor-

⁽¹⁾ Toutes les femelles d'Amphipodes possèdent une chambre incubatrice formée d'oostégites; mais alors que ces appendices sont au nombre de quatre paires chez les Gammariens et les Hypériens, il en existe seulement deux paires chez les Caprelliens. Parmi ces derniers, les femelles des Cyames présentent des oostégites à la base desquels se trouve une saillie dentiforme qui existe également, chez les mâles, à la base de chaque branchie accessoire, ce qui a permis à L. FAGE (1932), d'homologuer branchies accessoires et oostégites.

⁽²⁾ Les appendices qui s'insèrent à la face interne de chacun de ces épimères sont au nombre de trois. Si l'on part de l'épimère lui-même, en se dirigeant vers le plan de symétrie de l'animal, on les rencontre dans l'ordre suivant : appendice locomoteur, branchie, oostégite.

dés de soies appelées soies ovigères (fig. 14) ⁽¹⁾. Les soies ovigères jouent un rôle important dans l'incubation des œufs. En effet, pendant le développement embryonnaire, les œufs augmentent beaucoup de volume (voir part. I, chap. III), et leur masse disjoint les oostégites. Ce sont alors les soies ovigères enchevêtrées d'un oostégite à



Fig. 14. — Quelques formes d'oostégites. — A. ♀ ovigère; A' ♀ impubère d'*Amphithoe rubricata*. — B. ♀ ovigère; B' ♀ impubère d'*Orchestia gammarella*. — C. ♀ ovigère; C' ♀ impubère d'*Orchomene humilis*. — D. ♀ ovigère de *Stenothoe spinimana*, $\times 30$.

(1) L'existence de soies ovigères sur les oostégites des femelles adultes n'est pas un caractère commun à tous les Crustacés Amphipodes. En effet, les oostégites des femelles ovigères d'Ilypériens en sont généralement dépourvus. Parmi les Caprelliens, les femelles ovigères des *Cyamidae* et de certains *Caprellidae* (*Phtisica marina* SLABBER p. ex.) ne présentent pas de soies aux oostégites, alors que chez d'autres *Caprellidae* les oostégites antérieurs seuls sont pourvus de cils (*Caprella*) ou que d'autres encore présentent des oostégites partiellement ciliés (*Parvipalpus*). Chez les Amphipodes, la taille des oostégites est variable, mais en général, lorsque ces appendices sont dépourvus de soies ou qu'ils présentent des cils très fins, ils sont très larges. Il est intéressant de rapprocher ce fait de l'existence, chez les femelles adultes de certains Crustacés Isopodes, d'oostégites lisses alternativement larges et étroits, la forme large étant caractéristique des femelles ovigères et la forme étroite des femelles en repos sexuel.

l'autre qui assurent le maintien des œufs dans la chambre incubatrice ⁽¹⁾.

Dans les différentes familles de Gammariens, les oostégites des femelles adultes présentent quelques différences de forme et d'ornementation. Le type le plus commun est celui qui est réalisé chez les *Gammaridae* : longueur de l'oostégite double ou triple de la largeur, soies longues et modérément serrées (*Gammarus Duebeni* LILLJ., fig. 15, E₁₄). Les soies peuvent être du même type mais moins nombreuses (*Orchestia gammarella* PALLAS, fig. 14, B.), leur nombre peut même se réduire à 5 ou 6 [*Orchomene humilis* (A. COSTA), fig. 14, C.]; dans ce dernier cas, elles sont très longues et limitées à l'extrémité de lames ovigères réduites à une étroite lamelle. Dans d'autres cas, elles sont au contraire très nombreuses, fines et courtes ; elles bordent alors complètement l'oostégite [*Amphithoe rubricata* (MONT) fig. 14, A]. Enfin, chez certaines espèces ou les oostégites sont très larges (*Stenothoe spinimana* CHEVREUX, fig. 14, D.), ils sont bordés de soies courtes et espacées.

2. Différences sexuelles portant sur des organes présents dans les deux sexes.

Ces organes répondent à la définition des « variants sexuels » de CHAMPY (1929) ⁽²⁾. Chez les Gammariens, sauf dans quelques cas où les yeux présentent une différence de taille suivant le sexe (*Noto-tropis*, p. ex.), ce sont les appendices qui varient d'un sexe à l'autre. Ceux qui sont touchés le plus souvent par le dimorphisme sexuel sont les suivants : les antennes, les gnathopodes, certains péréiopodes et la troisième paire d'uropodes. Ce sont donc plus particulièrement ces appendices que je désignerai au cours de ce travail sous le nom de « variants sexuels ».

Les différences sexuelles présentées par ces appendices intéressent : a) leur morphologie ; b) leur croissance relative et, par suite, leur taux de dysharmonie.

(1) Nous avons vu (part. I, chap. II), que des œufs prélevés dans la chambre incubatrice et placés dans le milieu ambiant n'achèvent pas leur développement.

(2) Cet auteur désigne ainsi tout organe qui peut être anatomiquement quelconque et qui varie d'un sexe à l'autre sans préjuger des causes qui déterminent cette variation.

a) *Différences morphologiques.*

La morphologie des variants sexuels est en général caractéristique des espèces et tient une large place dans les diagnoses. Il en résulte que les données que nous possédons sur les différences sexuelles de cet ordre sont éparses dans de nombreux travaux relatifs à la systématique des Gammariens. Cependant, un certain nombre de documents ont été réunis à ce sujet, par A. DELLA VALLE (1893) et par ED. CHEVREUX et L. FAGE (1925).

Les deux paires d'antennes peuvent différer suivant les sexes mais, le dimorphisme sexuel intéresse plus fréquemment les antennes inférieures seules qui sont beaucoup plus longues chez le mâle (*Lysianassa longicornis* H. LUCAS) ou bien encore plus robustes et de forme différente (*Corophium acutum* ED. CHEVREUX). Les différences sexuelles peuvent intéresser soit le flagelle, soit le pédoncule de l'antenne. En général, seules les antennes du mâle portent des calcéoles ⁽¹⁾; celles-ci en effet, n'existent dans les deux sexes que chez quelques espèces : *Ichnopus spinicornis* BOECK., *Eusirus longipes* BOECK., *Calliopius crenulatus* CHEVREUX et FAGE, *Gammarellus homari* (J. C. FABRICIUS); (CHEVREUX et FAGE, 1925).

Chez presque tous les Gammariens, le carpe et le propode des gnathopodes du mâle diffèrent beaucoup de ceux des femelles par leur taille, leur complication morphologique et la présence d'épines et de soies supplémentaires. Ils sont en général beaucoup plus robustes. Le dimorphisme sexuel affecte surtout la seconde paire de gnathopodes, sauf dans la famille des *Aoridae* (CHEVREUX et FAGE, 1925) où les gnathopodes 1 sont les plus grands.

Le dimorphisme sexuel peut intéresser l'article méral et le carpe des péréiopodes de la 7^e paire. C'est le cas de certains *Talitridae*. C'est ainsi que l'*Orchestia gammarella* (PALLAS), l'*O. mediterranea* A. COSTA, l'*O. Montaguï* AUDOUIN présentent un élargissement caractéristique de ces articles, très accentué chez les grands mâles et qui manque complètement chez les femelles.

Une différence sexuelle très marquée chez certaines espèces est celle qui porte sur la taille et l'ornementation des uropodes de la troisième paire. Chez le mâle, ces appendices sont relativement

(¹) Organes auxquels on suppose un rôle sensoriel.

beaucoup plus longs et souvent ornés de soies plus nombreuses que chez la femelle.

DELLA VALLE signale en outre que chez quelques rares espèces, certains épimères présentent une épine chez la femelle, alors qu'ils en sont dépourvus chez le mâle (épimères de la 6^e paire chez *Melita palmata* MONT) ⁽¹⁾.

Quelques différences entre les deux sexes portent aussi sur la plus grande abondance chez le mâle, ou l'absence totale chez la femelle, de bâtonnets hyalins, soies plumeuses, soies recourbées, épines etc...

En résumé, les différences sexuelles qui portent sur la morphologie des variants sexuels se manifestent dans la plupart des cas par une complication morphologique plus grande et une taille plus élevée chez le mâle que chez la femelle.

Ces différences n'existent pas d'emblée chez les jeunes, à la sortie de l'œuf. En effet, pendant les premiers stades de la vie post-embryonnaire, un examen morphologique ne permet pas, chez les Gammariens, de différencier les mâles des femelles d'une même espèce. Ce n'est qu'après un certain nombre de mues, variable selon l'espèce, que ces différences apparaissent. A partir de ce moment, les appendices du mâle qui sont touchés par le dimorphisme sexuel vont se modifier à chaque mue et s'éloigner beaucoup de leur forme primitive, pendant que les appendices correspondants de la femelle s'accroissent en général sans que leur forme se modifie sensiblement. A cet égard, on peut dire que le sexe femelle paraît être dans un état de retard évolutif par rapport au sexe mâle, comme on l'a également constaté pour d'autres Crustacés. Au moment de la maturité sexuelle, le dimorphisme sexuel est déjà net mais il n'est cependant pas réalisé dans sa totalité et il s'accroît encore au cours des mues suivantes.

b) *Dysharmonies de croissance et dimorphisme sexuel.*

La réalisation du dimorphisme sexuel s'effectue donc par la divergence, au cours de la croissance et à partir d'un stade donné, de

(1) Un cas de dimorphisme sexuel portant sur la coloration avait été signalé, par cet auteur, chez *Urothoeirrostrata*, mais cette espèce a été démembrée par la suite.

l'évolution progressive de la forme et de la taille des variants sexuels, d'une part dans le sens mâle et d'autre part dans le sens femelle.

Certains phénomènes de croissance interviennent directement et comme facteurs intrinsèques, dans la réalisation du dimorphisme sexuel. En effet, les différences de taille qui existent entre les variants sexuels et qui apparaissent à la comparaison d'individus mâles et femelles de même taille totale, traduisent des différences de leur croissance relative. En général, les auteurs se sont bornés à signaler ces différences de taille sans en rechercher l'origine. Cependant, elles offrent un intérêt tout particulier du fait que *les appendices intéressés présentent des phénomènes de dysharmonie de croissance (ou d'hétérogonie) et que ces différences de taille sont le résultat d'une variation du taux de dysharmonie en rapport avec le sexe.*

A ce sujet, il importe de définir ici la notion de dysharmonie de croissance et d'exposer la méthode qui permet d'apprécier la valeur et le sens de la dysharmonie.

En 1918, PÉZARD au cours de ses recherches sur la sexualité chez les Gallinacés, avait montré que la crête du coq croissait d'abord avec la même vitesse que celle du corps puis, sous l'influence de l'hormone testiculaire, plus vite que celui-ci. Il avait désigné ce phénomène sous le nom de *croissance hétérogonique*, réservant l'expression de *croissance isogonique* à celles qui s'effectuent avec la même vitesse que celle du corps.

Mais, c'est CHAMPY (1924 et 1929) qui le premier a attiré l'attention sur l'intérêt que présentent les dysharmonies de croissance, dans leurs rapports avec les variants sexuels. Cet auteur a montré que chez le mâle, tout organe qui varie d'un sexe à l'autre et qu'il désigne sous le nom de « variant sexuel » s'accroît plus vite que la taille somatique. Il y a *dysharmonie de croissance*. Cette expression est synonyme de *croissance hétérogonique*, mais plus employée que cette dernière.

Aux organes dont la croissance est dysharmonique, CHAMPY oppose ceux dont la croissance reste proportionnelle à celle du corps et que l'on dit à *croissance harmonique*. CHAMPY a montré que le phénomène de dysharmonie qui caractérise les appendices qui différencient les sexes et surtout certains appendices du mâle « est extrêmement général et d'une grande régularité mais qu'il se

présente sous des aspects différents selon le mode de croissance du groupe zoologique considéré ».

D'ailleurs, ainsi que J. S. HUXLEY (1924-1932) et d'autres auteurs l'ont montré ⁽¹⁾, la croissance des variants sexuels ne représente qu'un seul aspect du problème des dysharmonies qui est beaucoup plus général et intervient dans tous les phénomènes de croissance ⁽²⁾. Pour étudier les multiples aspects de la question, on pourra se reporter au livre récent d'HUXLEY (1932) où cet auteur expose d'une façon complète les résultats des travaux qui ont été effectués jusqu'alors sur les phénomènes de dysharmonie de croissance ⁽³⁾. Il en déduit quelques lois simples se rapportant à l'ensemble des phénomènes de croissance et qui peuvent se traduire de la façon suivante :

La forme d'un animal donnée par les proportions de ses parties dépend (naturellement en dehors des variations normales), seulement de sa taille absolue et non du temps mis pour atteindre cette taille, ni d'un autre facteur variable. De plus, les différents organes d'un individu ont un coefficient de croissance caractéristique qui varie suivant le sexe et l'espèce considérée et qui se montre constant pour de longues périodes de la vie, sinon pour toute la vie de l'animal (HUXLEY, 1932, pp. 38-40).

C'est HUXLEY (1924) qui a eu le mérite de montrer le premier que, dans tous les cas, la grandeur ⁽⁴⁾ y de l'organe étudié est liée à celle du corps tout entier x , par une relation de la forme :

$$y = Kx^\alpha$$

où K et α sont des constantes qui dépendent à la fois de l'organe, du sexe et de l'espèce considérée ⁽⁵⁾.

⁽¹⁾ Voir en particulier les travaux d'ABELOOS (1928 et 1930) et TEISSIER (1931).

⁽²⁾ Croissance biochimique, pondérale, cellulaire (rapport nucléo-plasmatique), etc.

⁽³⁾ On trouvera dans l'index bibliographique de cet ouvrage les références concernant les mémoires publiés par l'auteur, de 1924 à 1931, sur le problème des dysharmonies.

⁽⁴⁾ Le mot grandeur ne préjuge en rien de la variable choisie qui peut être la largeur, la longueur, la surface, le poids, etc.

⁽⁵⁾ Au lieu de prendre comme valeur de x la grandeur du corps tout entier, on peut, si cela est plus commode, prendre une grandeur qui lui est harmonique, sans que les résultats soient changés.

Pour l'étude des dysharmonies de croissance, il est commode d'utiliser les coordonnées logarithmiques. Les avantages de cette méthode sont connus; je rappellerai seulement que cette relation peut s'écrire :

$$\log. y = \log. K + \alpha \log. x$$

Sous cette forme, on sait que la variation de $\log. y$ en fonction de $\log. x$ est représentée par une droite ne passant pas par l'origine et dont le coefficient angulaire est α ; α ne dépend pas de l'unité choisie, c'est la tangente de l'angle que fait la droite avec l'axe des abscisses.

Si α est égal à 1, on a : $y = K.x$

y croît proportionnellement à *x* et la croissance est dite *harmonique*. Dans ce cas, la droite représentative fait un angle de 45° avec l'axe des abscisses.

Si α est différent de 1, la croissance est dite *dysharmonique*. La dysharmonie est alors positive si $\alpha > 1$ et négative si $\alpha < 1$; la droite représentative faisant, suivant le cas, un angle supérieur ou inférieur à 45° avec l'axe des abscisses. Le paramètre K fixe le décalage de la droite représentative par rapport à l'origine. Le $\log.$ de K est la longueur de l'ordonnée $\log. y$, lorsque $\log. x = 0$ c'est-à-dire lorsque $x = 1$.

Le coefficient α peut se déterminer très simplement par mesure directe sur un graphique, les valeurs de *y* et de *x* étant elles-mêmes calculées par une méthode appropriée au matériel étudié et à la variable choisie.

Au point de vue du dimorphisme sexuel, lorsque dans un sexe l'un des variants sexuels montre une dysharmonie positive, dans le sexe opposé plusieurs cas peuvent se présenter : ou bien l'organe correspondant croît harmoniquement, ou bien il peut présenter une dysharmonie positive plus forte ou plus faible, ou bien encore une dysharmonie négative.

Les seules recherches effectuées jusqu'ici pour l'étude de la croissance relative chez les Gammariens sont dues à B. W. KUNKEL et J. A. ROBERTSON (1928). Ces auteurs ont étudié la croissance linéaire de certains appendices de *Gammarus Chevreuxi* SEXTON. Ils ont effectué leurs mesures sur un lot d'animaux pris dans la nature et sur quelques individus provenant d'élevages. Au point de vue du dimorphisme sexuel, ils ont mis en évidence une dysharmonie posi-

tive de croissance qui porte sur les variants sexuels du mâle et aussi sur des segments déterminés du corps de la femelle. Ils précisent à ce sujet que, chez cette espèce, lorsqu'un organe montre une dysharmonie positive forte dans un sexe, cet organe présente une dysharmonie négative dans le sexe opposé. Ils en concluent que le processus de croissance paraît souvent inverse, dans les deux sexes, surtout quand l'organe envisagé est touché par le dimorphisme sexuel.

3. Différences sexuelles portant sur la croissance totale du corps.

Les différences sexuelles portant sur la croissance totale du corps présentent moins d'intérêt immédiat, au point de vue de l'appréciation du dimorphisme sexuel, car elles ne peuvent être mises en évidence que pour des individus élevés dans les mêmes conditions depuis l'éclosion.

Elles portent sur la croissance de la taille totale en fonction du temps ou du nombre des mues et se traduisent par une vitesse de croissance plus grande et une plus forte augmentation de taille, à chaque mue, pour le mâle que pour la femelle. Ces variations de la croissance de la taille totale en rapport avec le sexe apparaissent seulement à partir d'un stade donné variable selon l'espèce. Des courbes de croissance pour la taille totale ont été établies précédemment, en fonction du temps et en fonction du nombre des mues (Part. I, chap. I), pour des individus des deux sexes de *Gammarus Duebeni* LILLJ.

Enfin, indépendamment de cette différence dans la croissance de la taille totale, on sait que, chez les Gammariens, la taille maximum atteinte par le mâle est, en général, notablement supérieure à celle des plus grandes femelles de la même espèce.

*
* *

Je me suis proposée d'étudier ici le déterminisme des caractères sexuels secondaires chez les Gammariens et, à ce sujet, de rechercher en particulier, les rapports pouvant exister entre ces différences sexuelles et l'état des gonades.

Ce problème demanderait à être abordé par les deux procédés

expérimentaux suivants : la castration et la transplantation des glandes génitales. Mes essais de castration par ablation des gonades n'ont pas été suivis de succès ⁽¹⁾ et il ne pouvait être question de transplantation chez des Crustacés d'aussi petite taille et d'ailleurs très fragiles.

J'ai alors essayé de détruire les gonades par irradiation au bromure de Radium. Un procédé analogue avait déjà été employé avec succès par Mme HAEMMERLI-BOVERI (1926), pour l'étude du déterminisme des caractères sexuels secondaires des Aselles. Cet auteur a d'ailleurs réalisé les seules recherches expérimentales existant actuellement sur ce sujet mais s'est limité à l'étude des oostégites. Cette méthode, adaptée à mon matériel d'expérience, m'a donné des résultats satisfaisants.

On sait d'autre part que, chez les Crustacés, la présence de certains parasites dans un organisme mâle peut entraîner des modifications des caractères sexuels secondaires comparables, dans une certaine mesure, à celles que produiraient la présence d'un ovaire (féminisation plus ou moins poussée des individus parasités). J'ai eu l'occasion d'étudier chez les Gammariens, un cas de parasitisme qui est intéressant à ce point de vue chez les mâles et qui, chez les femelles, permet une étude des effets de la castration parasitaire. Cette dernière vient appuyer et compléter les résultats tirés de l'étude de la castration par irradiation.

Mes observations ont porté sur deux espèces : *Gammarus Duebeni* LILL., espèce d'eau saumâtre que j'ai soumise à des expériences d'irradiation et *Gammarus pulex* L., espèce d'eau douce chez laquelle j'ai eu l'occasion d'observer les effets du parasitisme sur la sexualité.

Je me suis limitée d'une part, à l'étude des oostégites et d'autre part, à l'étude des appendices qui sont variants sexuels. En ce qui concerne les oostégites, j'ai étudié tout particulièrement le déterminisme de la formation des soies ovigères. Pour les appendices qui sont variants sexuels, les variations portant sur la forme et l'ornementation sont peu accusées chez ces deux espèces ; néanmoins, elles peuvent être appréciées à un simple examen morphologique.

(1) Il s'agissait de l'extirpation des ovaires de femelles de *Gammarus Duebeni* LILL. Ces femelles n'ont jamais survécu plus de deux jours à l'opération.

Les différences touchant leur croissance relative sont plus importantes ; j'insisterai plus spécialement sur ces dernières car la possibilité de calculer le coefficient de croissance de chacun des variants sexuels, chez des individus normaux et irradiés ou normaux et parasités, permet d'apprécier d'une façon mathématique l'importance et le sens des modifications déterminées par l'irradiation ou le parasitisme.

Pour évaluer les coefficients de croissance des appendices qui différencient les sexes, on peut effectuer des mesures soit sur des séries d'exuvies d'individus d'élevage, soit sur des individus provenant d'une population recueillie dans la nature. La première méthode est la plus rationnelle car elle permet de comparer les coefficients de croissance des variants sexuels d'individus élevés dans les mêmes conditions, dont les uns servent de témoins et les autres de sujets d'expérience. Les mesures effectuées dans ce cas servent directement à établir les graphiques. C'est cette méthode que j'ai utilisée pour mes expériences d'irradiation. Mais, elle ne convient pas toujours à l'étude envisagée et je n'ai pu l'appliquer à l'étude des *Gammarus* parasités. Dans ce dernier cas, j'ai dû me servir de la seconde méthode. Cette dernière nécessite un assez grand nombre de mesures qui servent à établir des moyennes d'après lesquelles les graphiques sont établis et les coefficients de croissance calculés.

Dans tous les cas, pour chaque exuvie ou chaque individu, j'ai mesuré la longueur du corps et celle de segments d'appendices, la longueur du corps étant prise comme standard. Cependant, dans le cas d'individus entiers (*Gammarus* parasités), la longueur totale du corps étant difficile à évaluer exactement à cause des positions diverses prises par les individus au moment de la mort, il m'a été plus commode de prendre comme standard la longueur d'un segment d'appendice (propode du péréiopode 1) dont la croissance a été vérifiée comme étant proportionnelle à celle du corps, ce qui ne modifie en rien la valeur des coefficients calculés.

J'ai indiqué précédemment (Part. I, ch. I), la méthode de mesure employée et l'approximation obtenue. Ainsi que nous le verrons par la suite, les nombres qui conduisent à des conclusions intéressantes sont ceux que l'on obtient à partir d'un stade de croissance correspondant à une taille de 7 mm. environ ; ce qui, dans les conditions les plus défavorables, conduit à une erreur relative infé-

rieure à $1/32^\circ$. La position des points qui servent à déterminer les droites représentatives est connue avec une approximation du même ordre. La détermination du coefficient angulaire α effectuée sur les graphiques n'introduit aucune erreur supplémentaire et l'on peut admettre que, au delà du stade de 7 mm., chaque coefficient est ainsi déterminé avec une approximation voisine de celle qui a été indiquée ci-dessus : c'est-à-dire que, dans les conditions les plus défavorables, l'erreur relative est encore inférieure à $1/32^\circ$. Nous verrons que le nombre le plus grand obtenu pour α a été de 1,43. Ce nombre serait donc compris en réalité entre 1,41 et 1,45 environ. Des conclusions sur les modifications des coefficients de croissance ne pourront être admises que si les différences observées sont supérieures à deux unités de l'ordre des centièmes. Nous verrons par la suite, que les différences sur lesquelles sont basées mes conclusions sont très en dehors des erreurs d'expérience.

CHAPITRE V

LA CASTRATION EXPÉRIMENTALE DES FEMELLES DE *G. DUEBENI* ET SA RÉPERCUSSION SUR LE DÉVELOPPEMENT DES CARACTÈRES SEXUELS SECONDAIRES

Quelques essais de castration ont été effectués sur des Crustacés : chez les Décapodes, les tentatives de STAMATI (1888) sur l'Ecrevisse et de PRZIBRAM (1917) sur un Crabe (*Gelasinus pugnax*) n'ont pas été suivies de succès ; par contre, chez les Isopodes, V. HAEMMERLI-BOVERI (1926) a obtenu des résultats satisfaisants par irradiation au bromure de Radium de femelles d'*Asellus aquaticus* L.

J'ai tenté tout d'abord d'effectuer l'extirpation des gonades chez des femelles de *G. Duebeni*, mais les individus castrés n'ont jamais survécu plus de deux jours à l'opération. J'ai alors essayé d'appliquer la méthode de V. HAEMMERLI-BOVERI à la castration des mâles et des femelles de cette espèce.

1. Technique.

Pour effectuer ces expériences, j'ai utilisé le plus souvent des aiguilles de verre ou de platine contenant chacune environ 1 mgr. 56 de bromure de Radium pur ; ou bien une combinaison d'aiguilles contenant des doses plus faibles, mais associées de manière à réaliser une action équivalente. Enfin, dans certains cas, je me suis servie d'une aiguille contenant une dose trois fois plus forte. L'action de ces aiguilles était comparée à l'aide d'un électroscope de Curie.

En général, les individus ont été irradiés isolément. L'animal en expérience est placé dans un flacon cylindrique de faible diamètre (5 cm. environ), rempli d'un mélange eau de mer et eau douce en proportions convenables (voir part. I, chap. I). L'aiguille contenant le bromure de Radium est posée sur le fond du flacon. En

général, le Gammare se tient au fond du récipient et celui-ci est choisi de petit diamètre, afin que l'animal se trouve toujours à une faible distance de l'aiguille ; d'ailleurs, l'aiguille lui sert le plus souvent de support et il se trouve ainsi dans d'excellentes conditions d'irradiation.

Pendant la durée de l'irradiation, l'eau est renouvelée matin et soir et l'animal nourri normalement (voir part. I, chap. I, la méthode d'élevage).

Après quelques tâtonnements, j'ai fixé à 72 heures environ la durée de l'irradiation, pour une dose de 1 mgr. 56 de bromure de Radium. Lorsque j'ai effectué des irradiations avec l'aiguille contenant trois fois cette quantité de sel de Radium, j'ai réduit le temps d'exposition aux environs de 40 heures.

Dans ces conditions, si l'on pratique l'irradiation de femelles de *G. Duebeni*, aussitôt après une ponte, l'action sur l'ovaire est très rapide ; *au cours des mues qui suivent, l'on n'observe pas de vitellogénèse dans l'ovaire et, à la mue suivante, les femelles ne pondent pas* ⁽¹⁾.

On peut objecter que, dans ces conditions d'expérience, le degré d'irradiation est très variable. En effet, l'action est proportionnelle au carré de la distance qui sépare l'animal du sel de Radium et certains individus ont pu s'éloigner plus ou moins de l'aiguille et pendant un temps variable. Le taux d'irradiation est donc assez imprécis mais, dans la pratique, le temps d'irradiation étant calculé largement, ce fait est en réalité peu important, car nous verrons par la suite que les différences du taux d'irradiation se manifestent seulement sur la durée de l'inhibition des ovaires.

Je dois préciser en effet, que les ovaires des femelles irradiées dans ces conditions ne sont pas détruits mais seulement inhibés, pour un temps plus ou moins long, suivant le degré d'irradiation. On peut donc obtenir le même résultat en diminuant un peu le temps d'irradiation ; ou bien encore en l'augmentant, du moment que l'on reste au-dessous des doses nocives. Avec les doses et les durées d'irradiation mentionnées, je n'ai jamais observé que des organes autres que les ovaires aient été touchés ; les individus

(1) Nous avons vu (Part. I, Chap. II), que la ponte est indépendante de l'appariage et de la fécondation. Par contre, la ponte et la mue sont étroitement liées, chaque ponte étant toujours précédée d'une mue, et, à partir de la puberté, chaque mue s'accompagnant normalement d'une ponte.

irradiés sont aussi vigoureux que les témoins et ne paraissent pas souffrir.

Dans ces conditions d'expérience, de nouvelles irradiations sont nécessaires pour maintenir l'inhibition des ovaires ; il n'est pas nécessaire d'irradier après chaque mue, mais toutes les 2 ou 3 mues, pour la dose de 1 mgr. 56 et une durée de 72 heures, plus souvent pour une durée d'irradiation plus faible.

Si, au lieu de pratiquer l'irradiation des femelles aussitôt après une ponte, on les soumet à l'action du bromure de Radium à des intervalles de plus en plus éloignés de la ponte, à partir d'un certain moment il n'y aura plus inhibition immédiate de l'ovaire. Les ovocytes les plus âgés ayant alors commencé leur vitellogénèse achèveront leur évolution et seront pondus normalement, à la mue suivante. Dans ce cas, l'inhibition de l'ovaire se manifestera seulement deux mues après l'irradiation par l'absence de ponte. Il existe donc un temps de latence après lequel l'irradiation ne peut empêcher les ovocytes à la période de vitellogénèse d'achever leur développement et d'être pondus.

Enfin, j'ai indiqué précédemment, que la première ponte des femelles de *G. Duebeni* s'effectue après la 13^e mue. Si une irradiation prépubérale est pratiquée en temps voulu et renouvelée convenablement par la suite, on peut, dans les mêmes conditions, empêcher la première ponte et les suivantes.

Comparativement aux femelles, à doses et à temps égaux d'irradiation, je n'ai jamais obtenu la castration des mâles. En augmentant le temps ou les doses, je n'ai pas eu plus de succès ; la croissance des individus se ralentit beaucoup et ils sont de taille très inférieure aux individus témoins. Je me limiterai donc à l'étude des femelles irradiées.

2. Développement et évolution des oostégites chez des femelles normales et des femelles irradiées.

a) Femelles normales.

Les oostégites n'apparaissent chez les femelles de Gammariens qu'après un certain nombre de mues variable selon l'espèce. C'est ainsi que E. W. SEXTON (1924) signale leur apparition sur l'exuvie 7

chez le *Gammarus pulex*, sur l'exuvie 10 chez le *Gammarus locusta* et sur l'exuvie 5 chez le *Gammarus Chevreuxi*.

En ce qui concerne le *G. Duebeni*, l'observation de séries complètes d'exuvies d'un certain nombre de femelles montre que les oostégites apparaissent sur l'exuvie 9 ; il est alors très difficile de les mettre en évidence. Sur l'exuvie 10, ils sont bien visibles et se présentent sous l'aspect de petits appendices lobiformes et lisses



Fig. 15. — Evolution des oostégites de la première paire.

Exuvies 9 à 14. — E₉ à E₁₃, femelles impubères ; E₁₄, femelle adulte, $\times 30$.

qui s'accroissent au cours des mues suivantes ainsi qu'en témoignent les exuvies 11, 12 et 13 (fig. 15). Sur l'exuvie 13, les oostégites ont un aspect particulier, leur bord est soulevé à chaque point où se trouvera l'insertion d'une soie sur l'exuvie suivante (fig. 15, E₁₃). L'examen de l'exuvie 14 montre en effet, outre un nouvel accroissement des oostégites, que ces appendices sont bordés de longues soies (fig. 15, E₁₄) ; celles-ci s'enchevêtrent d'un oostégite à l'autre et délimitent une chambre incubatrice apte à recevoir des œufs. La formation de ces soies a lieu dans l'intervalle des mues 12 et 13, en même temps que l'on peut observer, par transparence, à

travers la cuticule, la première poussée de vitellogénèse. Il en résulte que l'apparition d'oostégites bordés de soies, après la 13^e mue, coïncide exactement avec la première ponte.

En résumé, jusqu'à la 8^e mue, les jeunes femelles de *G. Duebeni* ne présentent pas d'oostégites ; de la 8^e à la 13^e mue, elles présentent des oostégites lisses et, à partir de la 13^e mue, des oostégites bordés de soies. Il existe donc normalement 5 stades à oostégites lisses chez les femelles de *G. Duebeni*.

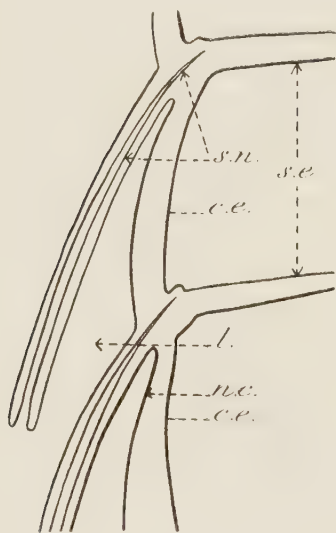


Fig. 16. — Schéma du bord d'un oostégite au moment de la mue. — c. e., cuticule exuviale ; s. e., soies ovigères exuviales ; s. n., soie ovigère de nouvelle formation ; l., lame de l'oostégite ; n. c., nouvelle cuticule.

Quand la première ponte est effectuée, les femelles sont susceptibles de pondre de nouveau au bout de 15 à 20 jours. On observe alors par transparence, à travers la cuticule, qu'une nouvelle série d'ovocytes se charge de vitellus et, parallèlement, la formation de nouvelles soies à l'intérieur des oostégites. Il y a ainsi une deuxième ponte, puis une troisième et ainsi de suite, les soies des lames ovigères étant remplacées chaque fois par des soies de nouvelle formation.

Etant donné la corrélation qui existe entre la ponte et l'apparition de soies ovigères à la mue qui précède, il était intéressant de suivre la formation de ces dernières.

Les oostégites sont formés de deux lames hypodermiques juxtaposées qui sécrètent, vers leur face externe, une mince cuticule. Ces deux lames sont unies par des tractus conjonctifs délimitant des lacunes irrégulières remplies de sang. Les soies ovigères caractéristiques des femelles pubères prennent naissance entre les deux lames. Si l'on observe un oostégite peu de temps avant une mue, lorsqu'une nouvelle série de soies est déjà formée, on peut constater que la portion distale de chacune des soies de nouvelle formation est invaginée dans la portion proximale, l'extrémité distale faisant saillie vers le bord libre de l'oos-

tégite, sous la cuticule (fig. 16). Au moment de la mue, les soies existantes disparaissent avec l'exuvie et les nouvelles soies formées se dévaginent complètement.

Si l'on observe les soies ovigères d'une femelle qui vient de muer et de pondre, on constate qu'il existe, dans l'axe de chaque soie, un certain nombre de noyaux. Mais, à mesure que la mue suivante est plus proche, la partie vivante de ces soies dégénère et les noyaux disparaissent. Pendant ce temps, dans l'épaisseur même de la lame incubatrice, de nouvelles soies s'élaborent.

Le nombre des soies bordant les oostégites augmente au cours des premières mues qui suivent la maturité génitale, en même temps que la taille des oostégites devient plus grande et que le nombre d'œufs pondus par la femelle s'accroît.

b) Femelles irradiées.

Irradiations prépubérales.

Les unes ont été pratiquées sur des individus d'élevage, en général entre les mues 5 et 8; les mêmes femelles étant soumises le plus souvent à une seconde irradiation après la 12^e mue. Dans ce cas, lorsque l'action de l'irradiation sur l'ovaire est efficace, c'est-à-dire lorsque l'on n'observe pas de vitellogénèse entre les mues 12 et 13, la 13^e mue n'est pas suivie de ponte et elle libère une femelle dont les oostégites sont dépourvus de soies ovigères. Si l'irradiation a été suffisante pour entraîner la suppression des pontes suivantes, à chaque mue correspondante on peut constater que les oostégites ne présentent toujours pas de soies. Ils gardent l'aspect de ceux des femelles immatures. Ces femelles continuent donc à présenter des oostégites lisses, au delà des 5 stades caractéristiques des femelles impubères. J'ai noté de plus, que dans le cas d'une irradiation unique effectuée avant la 8^e mue (stade d'apparition des oostégites) et qui s'est montrée efficace par la suite par la suppression de la première ponte et l'absence concomitante de soies ovigères, les oostégites se sont cependant développés normalement.

Des irradiations prépubérales ont été aussi effectuées sur des femelles prélevées dans la nature. Elles ont été plus tardives, ces dernières présentant déjà des oostégites lisses de petite taille, cor-

respondant au 2^e ou 3^e stade, au moment de l'irradiation. Le résultat obtenu est le même : pas de ponte en temps voulu et oostégites dépourvus de soies ovigères ; le nombre de stades à oostégites lisses obtenu étant supérieur au nombre normal.

Irradiations post-pubérales.

Des femelles venant de pondre et par conséquent pourvues d'oostégites bordés de soies sont irradiées dans les mêmes conditions. Si l'irradiation est efficace, dès la mue suivante ces femelles ne pondent plus et leurs oostégites ne présentent plus de soies ovigères. Dans le cas d'irradiations plus éloignées de la ponte, si l'inhibition des ovaires n'est réalisée que deux mues après l'irradiation, la disparition des soies ovigères n'a lieu également qu'à cette deuxième mue.

Comme je l'ai déjà indiqué, les ovaires des femelles irradiées ne sont pas détruits. Il y a seulement arrêt du fonctionnement ovarien et, si de nouvelles irradiations ne sont pas effectuées en temps voulu, l'on observe, après quelques mues, une nouvelle poussée de vitellogénèse et corrélativement la réapparition des soies ovigères ⁽¹⁾. Par contre, si l'on renouvelle toujours l'irradiation en temps opportun, on obtient des femelles qui ne pondent jamais et gardent toute leur vie des oostégites de femelles impubères (irradiations prépubérales), ou bien des femelles qui perdent définitivement leurs soies ovigères en même temps que leur faculté de pondre (irradiations post-pubérales).

Ces expériences témoignent donc de l'existence d'un rapport étroit entre le fonctionnement des ovaires et plus particulièrement la vitellogénèse d'une part et l'élaboration de soies ovigères d'autre part. La nature de ce rapport sera envisagée plus loin. Elles permettent en outre de constater que des irradiations précoces, effectuées avant la mue 9 et qui se montrent efficaces plus tard, par l'in-

(1) Le fonctionnement de la totalité des ovaires ne semble pas nécessaire à la réapparition des soies ovigères. Ainsi, par exemple, dans le cas de la femelle irradiée B₁ mise en expérience le 24 décembre 1930, le fonctionnement ovarien ayant repris progressivement à partir de la région postérieure des gonades, des soies sont réapparues sur les oostégites, alors que la fraction d'ovaire présentant des ovocytes en période de vitellogénèse correspondait à peu près au quart de l'ensemble des deux ovaires.

hibition des ovaires et la non-formation des soies, ne troublent aucunement le développement des oostégites qui s'effectue au même stade que chez les femelles normales (LE ROUX, 1931, a.).

3. Le taux de croissance des variants sexuels chez des individus normaux et des femelles irradiées.

Chez le *G. Duebeni*, les deux paires de gnathopodes et la troisième paire d'uropodes peuvent être considérés comme variants sexuels. Le dimorphisme sexuel n'intéresse pas d'une façon uniforme la

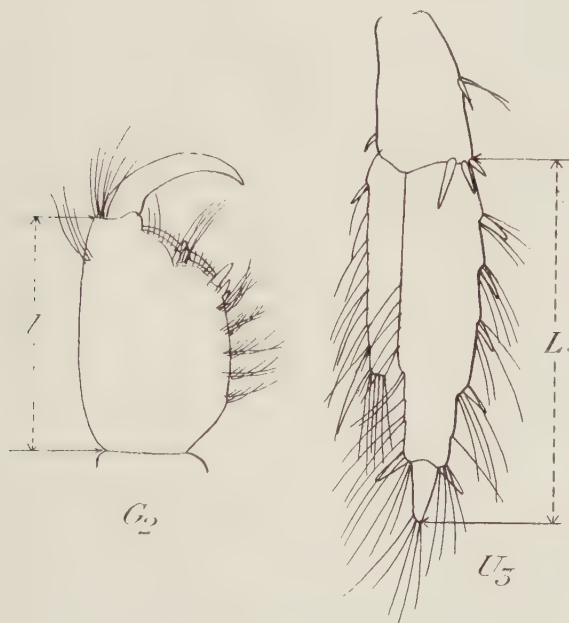


Fig. 17. — *G. Duebeni*. Schéma du propode d'un gnathopode (G_2) et d'un uropode (U_3) indiquant les longueurs mesurées, l et L

totalité de chacun de ces appendices, mais plus particulièrement certains segments : le propode des gnathopodes et la branche externe des uropodes.

La croissance relative de ces trois paires d'appendices varie avec le sexe : ces variations sont assez importantes, ainsi que l'on peut

s'en rendre compte en comparant la taille de ces appendices, chez une femelle et un mâle adultes de même taille totale. Ceux du mâle présentent de plus grandes dimensions que ceux de la femelle, la différence étant en général plus accusée pour la longueur que pour la largeur.

Je me propose d'étudier ici la croissance de ces appendices en fonction de la taille totale, chez des individus normaux, et les modifications apportées au cours normal de leur croissance par l'inhibition des ovaires, chez des femelles irradiées. Dans ce but, j'ai effectué un certain nombre de mesures sur des séries d'exuvies provenant de femelles et de mâles normaux et aussi de femelles irradiées, tous ces individus étant issus d'une même portée et élevés dans des conditions aussi semblables que possible, depuis l'éclosion.

La méthode de mesure et l'approximation ont été indiquées précédemment, de même que la méthode d'élevage. La taille totale est mesurée depuis le sommet du céphalon jusqu'à l'extrémité de l'urosome, les exuvies étant toujours placées dans la même position. Pour les gnathopodes, j'ai choisi comme terme de comparaison la longueur du bord antérieur du propode (fig. 17, *L*), mesurée depuis le niveau de l'articulation avec le carpe jusqu'au point d'insertion des soies qui marquent la zone d'articulation avec le doigt mobile. Pour les uropodes, j'ai mesuré la longueur de la branche externe, depuis la zone d'articulation avec le pédoncule, jusqu'à l'extrémité distale de l'article terminal (fig. 17, *L*) ⁽¹⁾.

Ces mesures sont consignées dans le tableau V.

Dans la colonne 1 de ce tableau sont mentionnés le sexe et le numéro d'ordre de l'animal ayant fourni la série d'exuvies mesurées. La présence d'un astérisque indique que la mesure a porté sur l'animal lui-même et non sur une exuvie. Dans la colonne 2, j'ai inscrit la taille totale et dans les colonnes suivantes, la longueur des gnathopodes 1 (G_1) et 2 (G_2) et de l'uropode 3 (U_3) de l'exuvie mesurée. Toutes ces dimensions sont données en millimètres.

*
* *

Des courbes de croissance ont été construites tout d'abord, pour

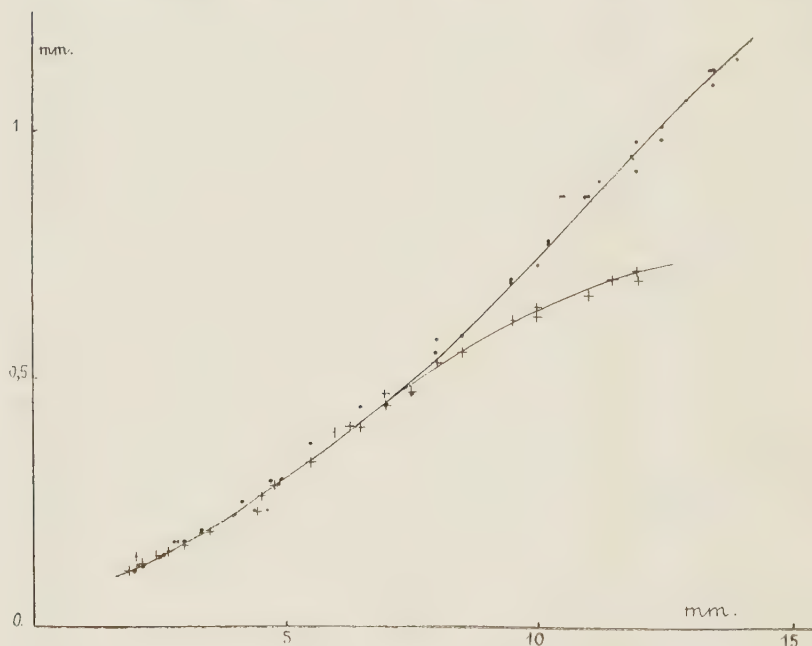
(1) Pour alléger le texte, il sera convenu que, par la suite, lorsque j'écrirai gnathopode, il sera question du propode de cet appendice et que le mot uropode désignera la branche externe de cet appendice.

TABLEAU V

(1)	(2)	G ₁	G ₂	U ₃	(1)	(2)	G ₁	G ₂	U ₃
♂	1,93	0,1108	0,1108	0,1939	♀	1,9	0,1108	0,1108	0,1939
130 N.	2,07	0,1246	0,1246	0,2216	175 N	2,16	0,1246	0,1246	0,2216
	2,40	0,1385	0,1385	—		2,46	0,1385	0,1385	0,2631
	3	0,1662	0,1662	0,3601		3	0,1662	0,1662	0,3324
	4,65	0,2354	0,2493	0,5124		3,5	0,1939	0,2077	0,3878
	8,5	0,5817	0,6925	1,1634		4,43	0,2354	0,2493	0,4986
	10	0,7202	0,9141	1,4127		4,8	0,277	0,2908	0,5817
	11	0,8587	1,108	1,662		5,5	0,3324	0,3462	0,6925
	12,5	0,9972	1,3019	1,8836		6,5	0,4016	0,4155	0,831
	14	1,1357	1,4681	2,1052		7,5	0,4709	0,4986	0,9972
*						8,5	0,554	0,5817	1,1911
♂	2	0,1108	0,1108	0,1939	♀	10	0,6371	0,6925	1,3019
156 N.	2,16	0,1246	0,1246	0,2216	165 N	11	0,6648	0,7202	1,4127
	2,49	0,1385	0,1385	0,2631		12	0,6925	0,7756	1,4681
	2,85	0,1662	0,1662	0,32	*				
	4,15	—	—	0,4709	♀	1,9	0,1108	0,1108	0,1939
	4,75	0,2908	0,3324	0,6371	165 N	2,07	0,1385	0,1385	0,2216
	5,5	0,3739	0,4016	0,79		2,7	0,1523	0,1523	0,277
	6,5	0,4432	0,4986	0,9141		4,54	0,2631	0,277	0,554
	8	0,554	0,6786	1,12		6	0,3878	0,4016	0,7756
	9,5	0,6925	0,8864	1,385		7	0,4432	0,4709	0,9141
	10,5	0,8587	1,0803	1,56		8	0,5263	0,5817	1,1357
	12	0,9695	1,2465	1,8282		10	0,6232	0,6786	1,3019
*	13,5	1,108	1,4127	2,0775		11	0,6648	0,7479	1,4127
♂	1,82	0,1108	0,1108	0,1939	*	11,5	0,6925	0,7479	1,4404
173 N.	2,16	0,1385	0,1246	0,2216	161 N.	12	0,7063	0,7894	1,4681
	4,01	0,2216	0,2354	0,4709	♀	5,5	0,3324	0,3601	0,7202
	10,25	0,7756	0,9695	1,4404		6,3	0,4016	0,4293	0,8587
	11,25	0,8864	1,1357	1,6066		7	0,4709	0,4986	0,9972
	12,5	0,9695	1,2465	1,8282		9,5	0,6094	0,6648	1,2742
*	13,5	1,0803	1,385	1,939	*	11	0,6648	0,7479	1,4127
♂	1,85	0,1108	0,1108	0,180	♀	1,9	0,1108	0,1108	0,1939
174 N.	2,07	0,1246	0,1246	0,2216	136 I.	2,16	0,1246	0,1246	0,2216
	2,49	0,1385	0,1385	0,2631		3,8	0,1939	0,2077	0,3878
	2,82	0,1662	0,1662	0,32		4,9	—	—	0,5817
	4,15	0,2493	0,2493	0,4709		5,5	0,3324	0,3601	0,6925
	4,87	0,2839	0,3047	0,6094		7,5	0,4986	0,5263	1,0526
	7	0,4432	0,4986	0,9141		8,5	0,5817	0,6371	1,2188
	8	0,5817	0,685	1,108		10	0,6371	0,7202	1,4127
	9,5	0,6925	0,8864	1,385		11	0,7202	0,7756	1,5789
	10,5	0,8587	1,0803	1,5512	*	12	0,8033	0,8864	1,7174
	12	0,9141	1,1911	1,6897	♀	2,16	0,1385	0,1385	0,2216
*	13	1,0526	1,385	1,939	155 I.	2,7	0,1523	0,1523	0,3047
♂	1,96	0,1108	0,1108	0,1939		3,3	0,1662	0,18	0,3601
183 N.	2,07	0,1108	0,1246	0,2216		4,4	0,2354	0,2493	0,4986
	2,49	0,1385	0,1385	0,2493		4,8	0,2354	0,2493	0,4986
	3,35	0,1939	0,2077	0,4016		4,9	0,2631	0,2631	0,568
	4,43	0,2354	0,2493	0,4986		5,5	0,3324	0,3324	0,6925
	4,93	0,2908	0,3047	0,6094		6,2	0,3878	0,3878	0,831
	8	0,554	0,6786	1,0526		7,2	0,4709	0,4986	1,0249
	11	0,8587	1,108	1,602		8,2	0,5817	0,6094	1,1634
	11,9	0,9418	1,2188	1,8		9,5	0,6648	0,6925	1,3573
*	13,5	1,0803	1,385	1,9944	*	11	0,7756	0,7756	1,5512

chacun des trois appendices, pour les individus normaux, en portant en abscisse la longueur totale de l'exuvie et en ordonnée la longueur correspondante de l'appendice étudié. Un graphique a été établi pour chaque appendice, mais les mesures relatives aux femelles et aux mâles sont portées sur le même graphique.

Les courbes obtenues (graphiques 8 à 10), permettent de constater que, pour chacun de ces trois appendices, la croissance en fonction



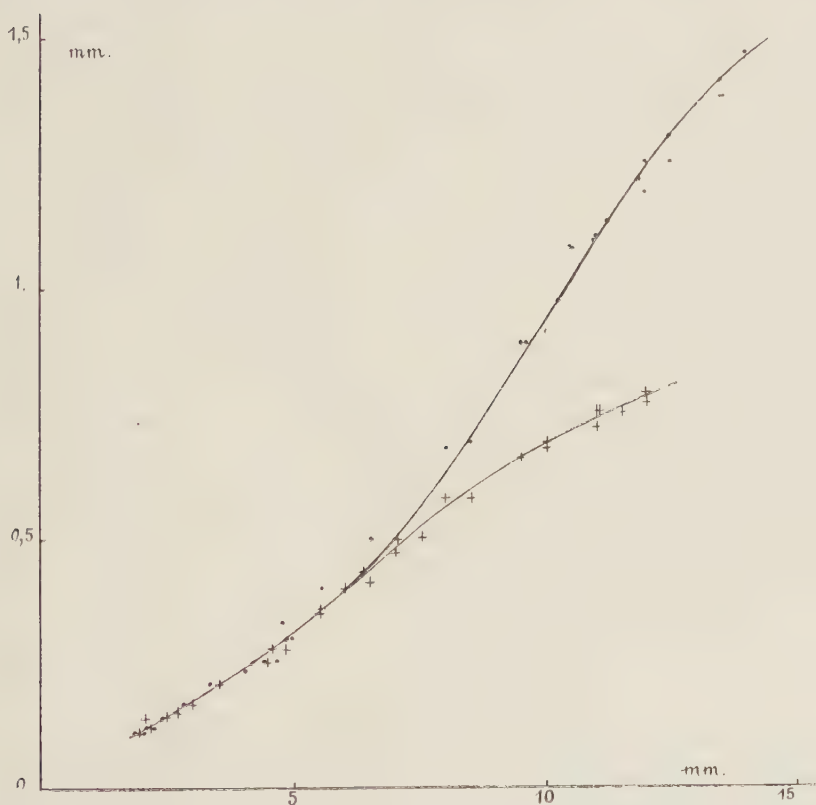
Graphique 8. — *G. Duebeni*. Croissance du propode du gnathopode 1 en fonction de la taille totale, ♂., ♀ ++.

de la taille totale s'effectue de la même manière, dans les deux sexes, jusqu'au moment où les individus atteignent une taille de 7 millimètres environ. A partir de cette taille, il existe deux courbes divergentes, l'une pour la femelle, l'autre pour le mâle, cette dernière se trouvant au-dessus de la précédente.

Il en résulte que, chez le *G. Duebeni*, il existe une période comprise entre l'éclosion et la taille de 7 millimètres environ (mue 9 ou 10, dans les conditions de mon élevage), pendant laquelle l'examen morphologique des variants sexuels ne permet pas de recon-

naître les sexes. E. W. SEXTON (1924) a fait une observation analogue concernant le *Gammarus Chevreuxi*. Chez cette espèce, on ne peut différencier morphologiquement les mâles des femelles avant le « stade 6 ».

Une telle période d'indétermination morphologique sexuelle que

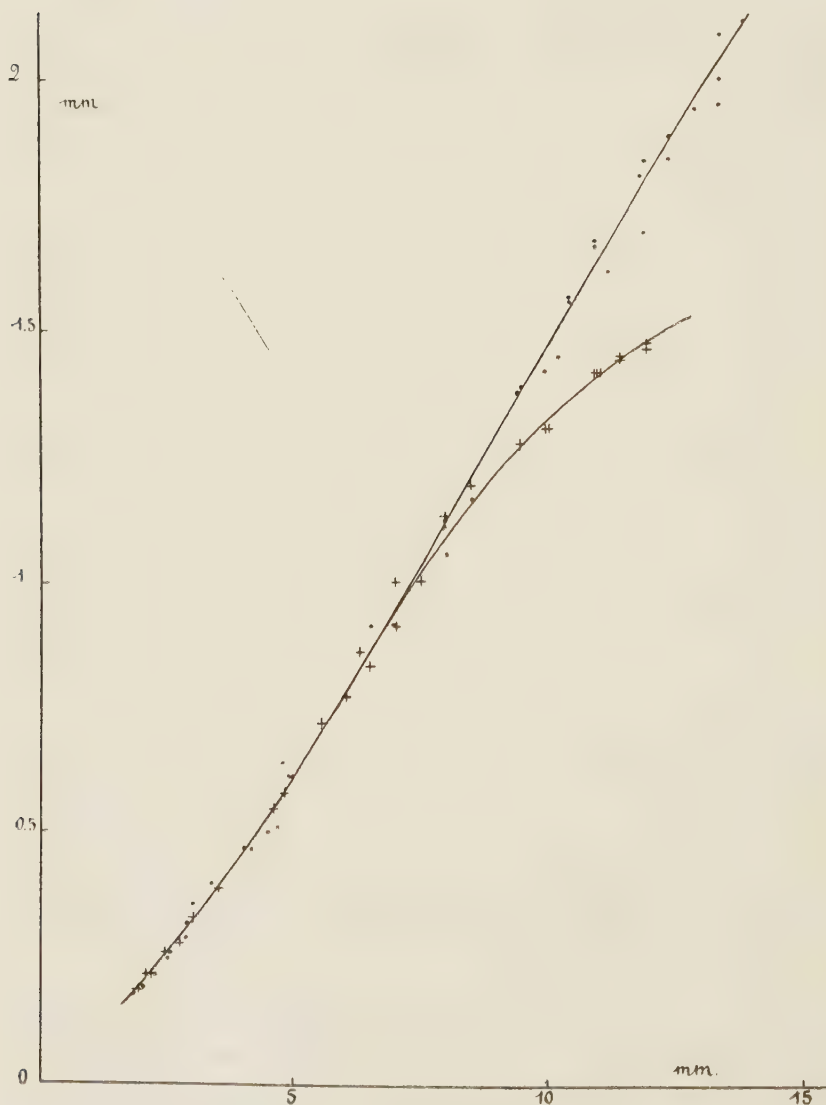


Graphique 9. — *G. Duebeni*. Croissance du propode du gnathopode 2 en fonction de la taille totale, ♂., ♀ ++.

je désignerai pour abrégé : période d'indétermination, s'oppose à la période suivante qui correspond à la portion divergente des courbes. Cette dernière peut être appelée période de sexualisation morphologique ou, pour abrégé, période de sexualisation ; c'est la période de la différenciation des variants sexuels. Elle commence

plusieurs mues avant la puberté et se continue bien après la maturité génitale.

En réalité, la précision des mesures qui servent à construire ces

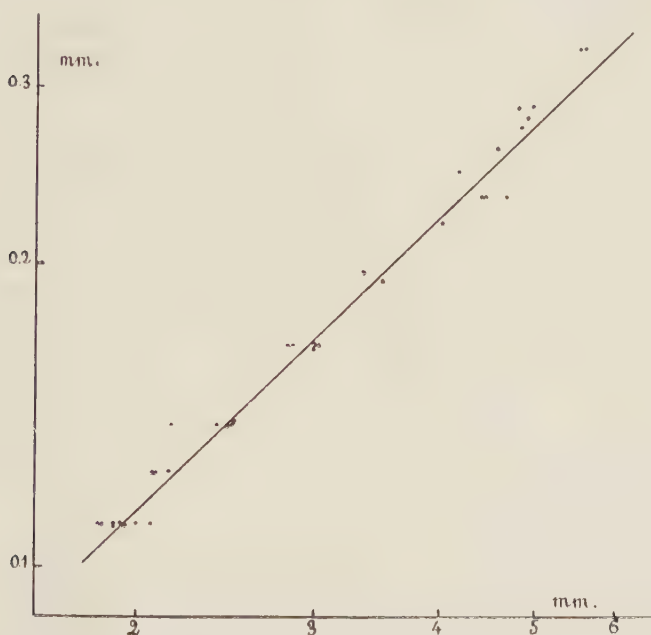


Graphique 10. — *G. Duebeni*. Croissance de la branche externe de l'uropode 3 en fonction de la taille totale, ♂ ., ♀ ++.

courbes ne permet pas d'affirmer que la taille de 7 millimètres marque exactement leur point de divergence. En effet, si jusqu'à la taille de 6 millimètres les points se placent nettement sur une courbe commune aux deux sexes et si, à partir de la taille de 8 millimètres les deux courbes sont bien séparées, il existe dans tous les cas une zone d'incertitude comprise entre les tailles de 6 et 8 millimètres.

*
* *

Si les différents organes d'un individu ont un coefficient de crois-



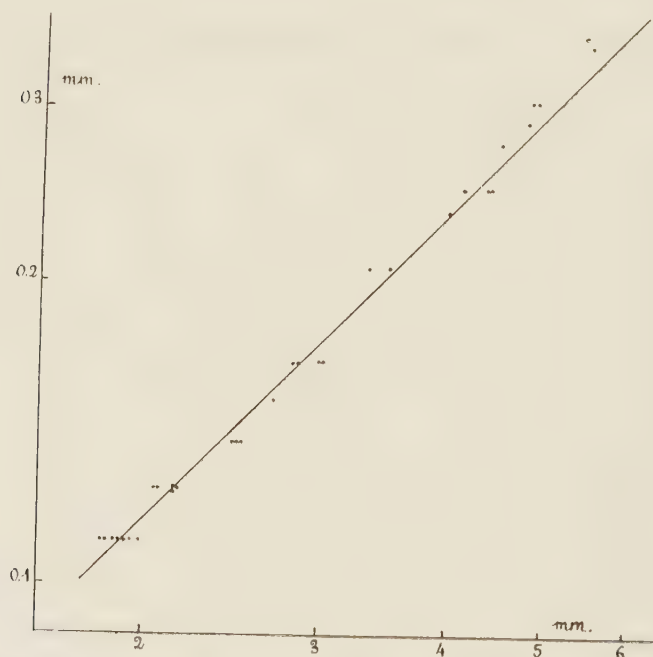
Graphique 11. — *G. Duebeni*. Longueur du propode du gnathopode 1 en fonction de la taille totale. Période d'indétermination, ♂ et ♀. Coordonnées logarithmiques.

sance caractéristique qui varie suivant le sexe, on sait également que, au cours de la vie d'un individu, l'on doit parfois, pour traduire la croissance, donner aux constantes K et α , dans la formule $y = Kx^\alpha$, une ou plusieurs valeurs successives (HUXLEY, 1932), le nombre de ces valeurs différentes restant très petit.

Dans le cas envisagé, si nous voulons chiffrer l'importance du

dimorphisme sexuel en calculant le taux de dysharmonie des appendices qui différencient les sexes, il est évident, d'après les courbes obtenues (graphiques 8 à 10) que, dans chaque cas, l'équation qui caractérise la période d'indétermination doit différer de l'une des deux équations qui caractérisent la période de sexualisation, et peut-être même des deux.

Des graphiques seront donc établis séparément, pour chacune



Graphique 12. — *G. Duebeni*. Longueur du propode du gnathopode 2 en fonction de la taille totale. Période d'indétermination, ♂ et ♀. Coordonnées logarithmiques.

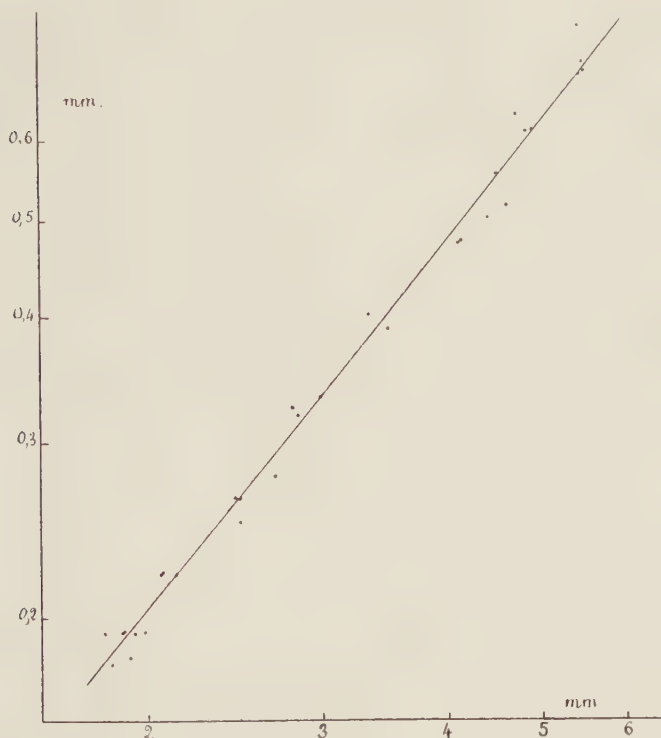
des deux périodes, en portant en abscisses les logarithmes des tailles totales et en ordonnées les logarithmes des longueurs des appendices.

Pour la période d'indétermination sexuelle, les droites seront construites seulement jusqu'au logarithme de la taille de 6 millimètres et, pour la seconde période, à partir du logarithme de la taille de 8 millimètres, afin d'éliminer la période d'incertitude, com-

prise entre 6 et 8 millimètres, susceptible de fausser les résultats.

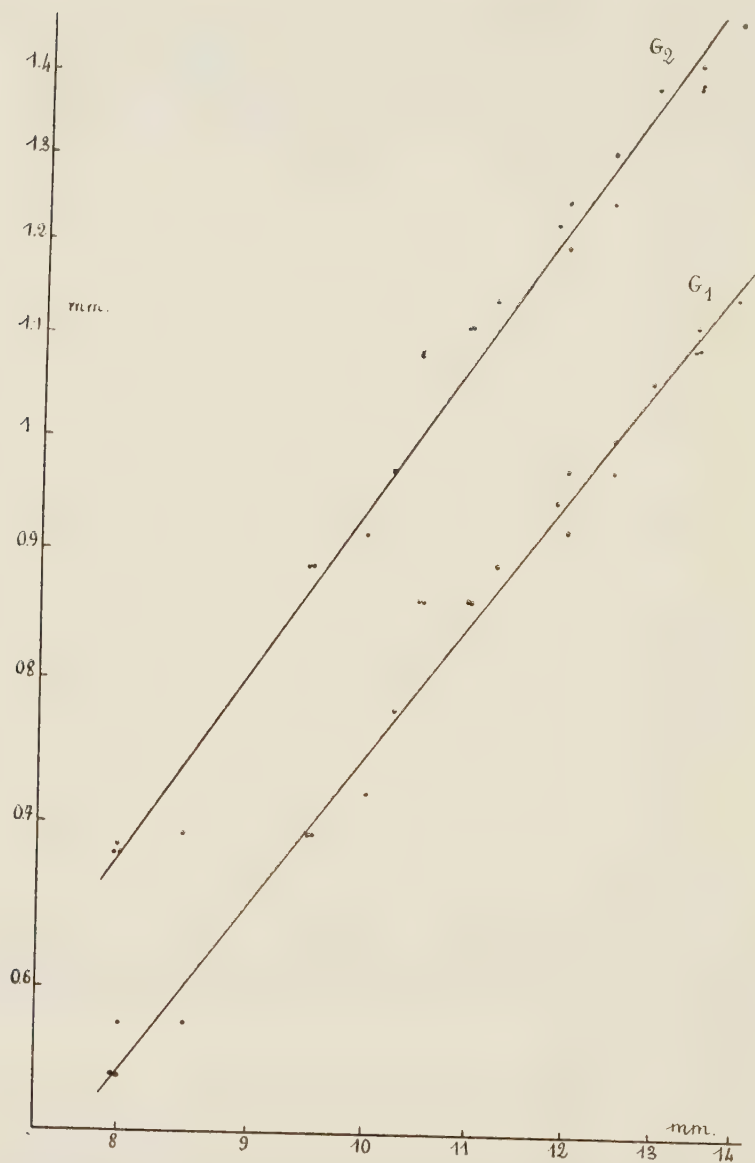
Les graphiques 11 à 17 représentent les droites obtenues dans ces conditions et sur lesquelles ont été calculées les différentes valeurs du coefficient α . Ces valeurs sont réunies dans le tableau VI.

L'examen de ce tableau permet de constater que, pendant la période d'indétermination, les gnathopodes 1 et 2 (G_1 et G_2), pré-



Graphique 13. — *G. Duebeni*. Longueur de la branche externe de l'uropode 3 en fonction de la taille totale. Période d'indétermination, σ et $\varnothing$. Coordonnées logarithmiques.

sentent une croissance sensiblement harmonique, α étant voisin de 1. Pendant la période de sexualisation, le coefficient de croissance de chacun de ces appendices prend une valeur bien supérieure, chez les mâles normaux, puisqu'il passe à 1,29 pour le gnathopode 1 et à 1,43 pour le gnathopode 2 ; alors que, chez les femelles normales, le taux de croissance des appendices corres-

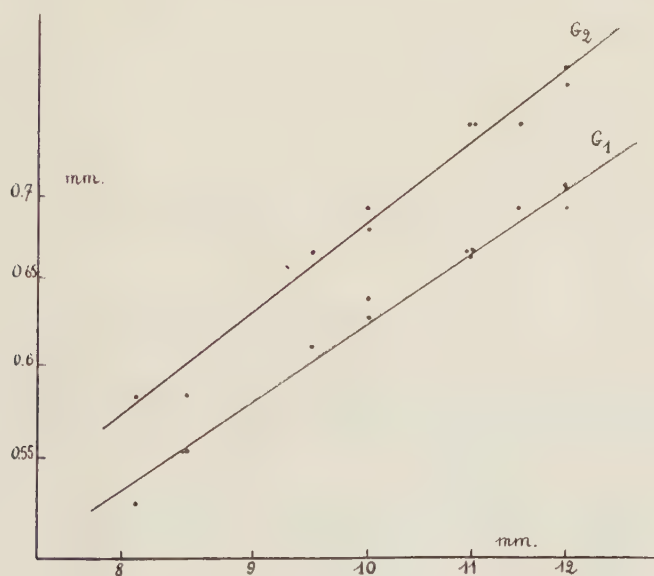


Graphique 14. — *G. Duebeni*. Longueur du propode du gnathopode 1 : G_1 et du gnathopode 2 : G_2 en fonction de la taille totale, chez les mâles. Période de sexualisation. Coordonnées logarithmiques.

pondants se réduit à 0,68 pour le gnathopode 1 et à 0,78 pour le gnathopode 2. Ces appendices présentent donc, chez les mâles, une dysharmonie positive et chez les femelles, une dysharmonie négative.

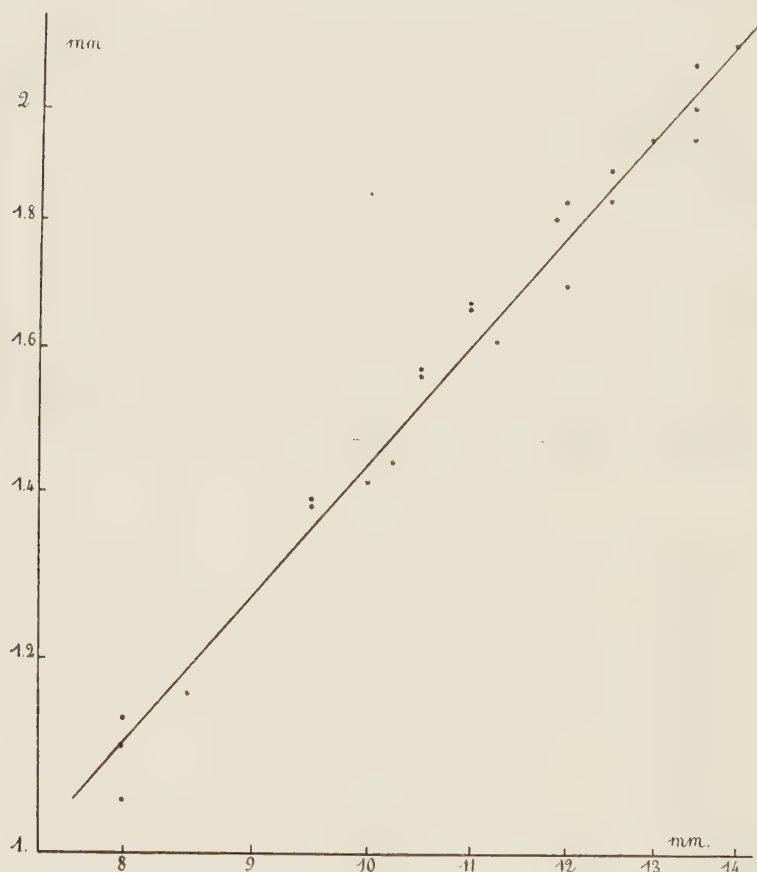
TABLEAU VI

Appendice étudié	Période d'indétermination	Période de sexualisation	
		♂ normaux	♀ normales
G_1	$\alpha = 1$	$\alpha = 1,29$	$\alpha = 0,68$
G_2	$\alpha = 1,01$	$\alpha = 1,43$	$\alpha = 0,78$
U_3	$\alpha = 1,21$	$\alpha = 1,15$	$\alpha = 0,65$



Graphique 15. — *G. Duebeni*. Longueur du propode du gnathopode 1 : G_1 et du gnathopode 2 : G_2 en fonction de la taille totale chez les femelles. Période de sexualisation. Coordonnées logarithmiques.

Au point de vue de la croissance relative, l'uropode 3 se comporte différemment. Il présente une dysharmonie positive pendant la période d'indétermination : $\alpha = 1,21$ et, pendant la période de sexualisation, le taux de croissance diminue dans les deux sexes ; il

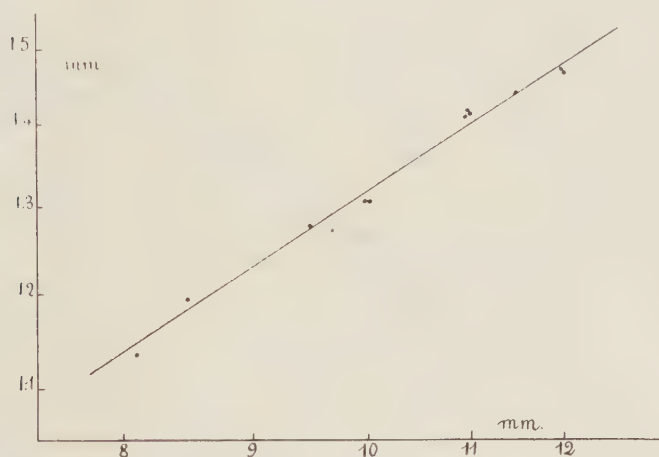


Graphique 16. — *G. Duebeni*. Longueur de la branche externe de l'uropode 3 en fonction de la taille totale, chez les mâles. Période de sexualisation. Coordonnées logarithmiques.

devient égal à 1,15 chez les mâles et à 0,65 chez les femelles. L'uropode 3 présente donc, dans le sexe mâle, une dysharmonie encore positive, alors que dans le sexe femelle, il offre une dysharmonie négative.

Nous avons vu précédemment (Part. I, Chap. II), que les femelles de *G. Duebeni* élevées au laboratoire, dans des conditions bien déterminées, effectuent leur première ponte après la 13^e mue et que la croissance des auxocytes qui donneront les œufs évacués à la première ponte doit débiter, approximativement, entre la 8^e et la 9^e mue, c'est-à-dire lorsque les femelles ont atteint une taille comprise entre 5 et 6 millimètres.

Si l'on veut se placer dans les meilleures conditions possibles pour étudier l'influence de l'inhibition des ovaires sur la croissance

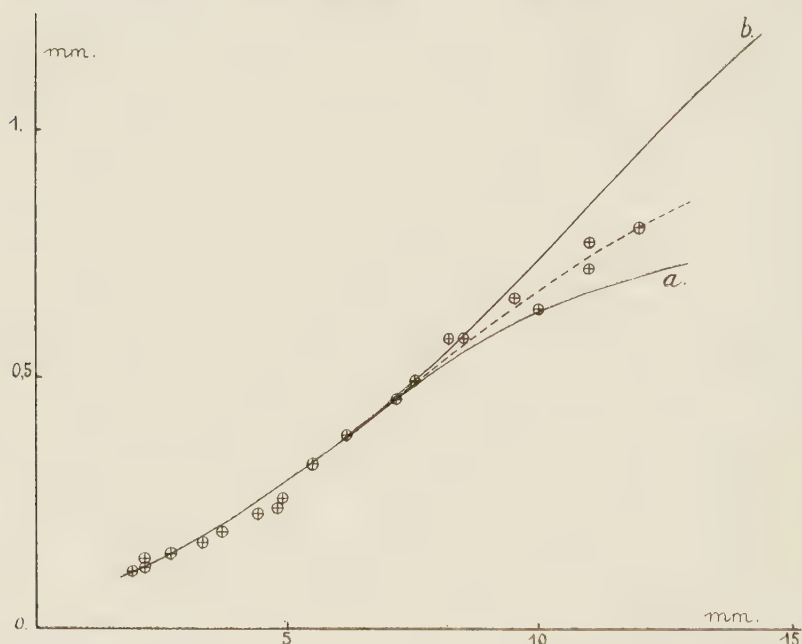


Graphique 17. — *G. Duebeni*. Longueur de la branche externe de l'uropode 3 en fonction de la taille totale, chez les femelles. Période de sexualisation. Coordonnées logarithmiques.

des variants sexuels, chez des femelles irradiées, il sera donc nécessaire d'effectuer une première irradiation avant que ces femelles aient atteint la taille de 5 millimètres. D'ailleurs, il est préférable d'agir avant la période de sexualisation car, si des modifications peuvent être apportées à la différenciation des caractères sexuels secondaires, elles seront d'autant plus importantes que le dimorphisme sexuel sera moins accusé au moment de l'expérience. De nouvelles irradiations seront pratiquées par la suite, en temps opportun, de telle sorte que la première ponte et les suivantes soient inhibées.

Un certain nombre de femelles ont été irradiées dans ces condi-

tions ; ainsi que nous l'avons déjà dit, elles proviennent de la même portée et ont été élevées de la même manière que les individus normaux déjà étudiés dans ce chapitre. Parmi elles, j'ai choisi pour l'étude de la croissance relative des variants sexuels, les deux individus qui présentent les séries d'exuvies les plus complètes.

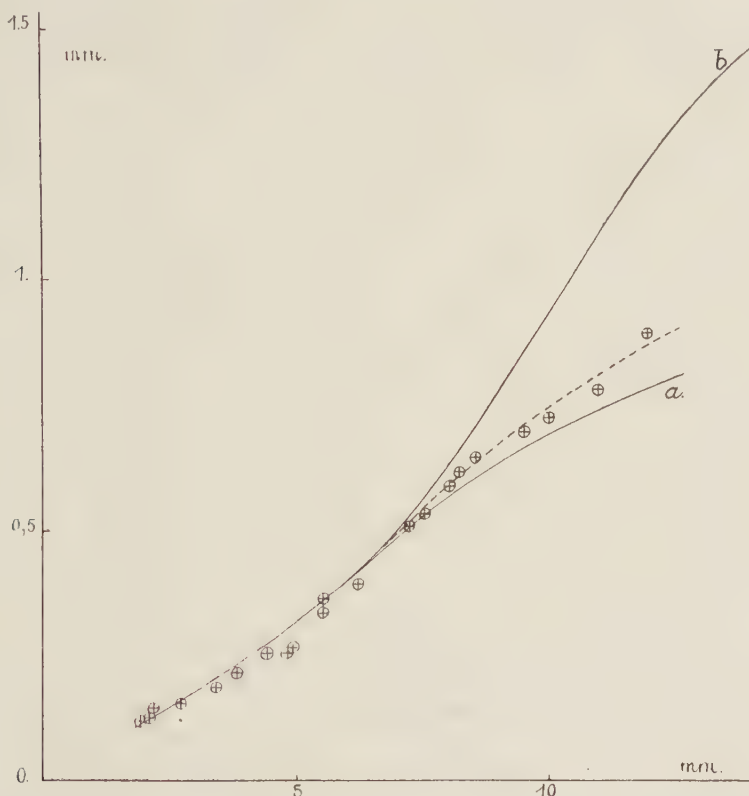


Graphique 18. — *G. Duebeni*. Croissance du propode du gnathopode 1 en fonction de la taille totale chez des femelles irradiées ---- ⊕, comparée à celle des femelles normales *a*, et des mâles normaux *b*.

tes : ♀ n° 136 et ♀ n° 155. Voici les conditions d'irradiations de ces femelles.

♀ n° 136.	Première irradiation à la taille de.	4 mm.	5
	Dose de bromure de Radium	4 mgr.	68
	Durée de l'irradiation	47 heures	
	Deuxième irradiation à la taille de	8 mm.	5
	Dose de bromure de Radium	1 mgr.	56
	Durée de l'irradiation	48 heures	
♀ n° 155.	Première irradiation à la taille de	3 mm.	3
	Dose de bromure de Radium	1 mgr.	56
	Durée de l'irradiation	71 heures	
	Deuxième irradiation à la taille de	8 mm.	2
	Dose de bromure de Radium	1 mgr.	56
	Durée de l'irradiation	73 heures	

L'irradiation de ces femelles s'est montrée efficace. Elles ont effectué 14 mues au laboratoire. A la 13^e mue, elles n'ont pas pondu comme les femelles témoins et la mue suivante n'a également pas été suivie de ponte. Les oostégites de ces femelles n'ont jamais présenté de soies ovigères.

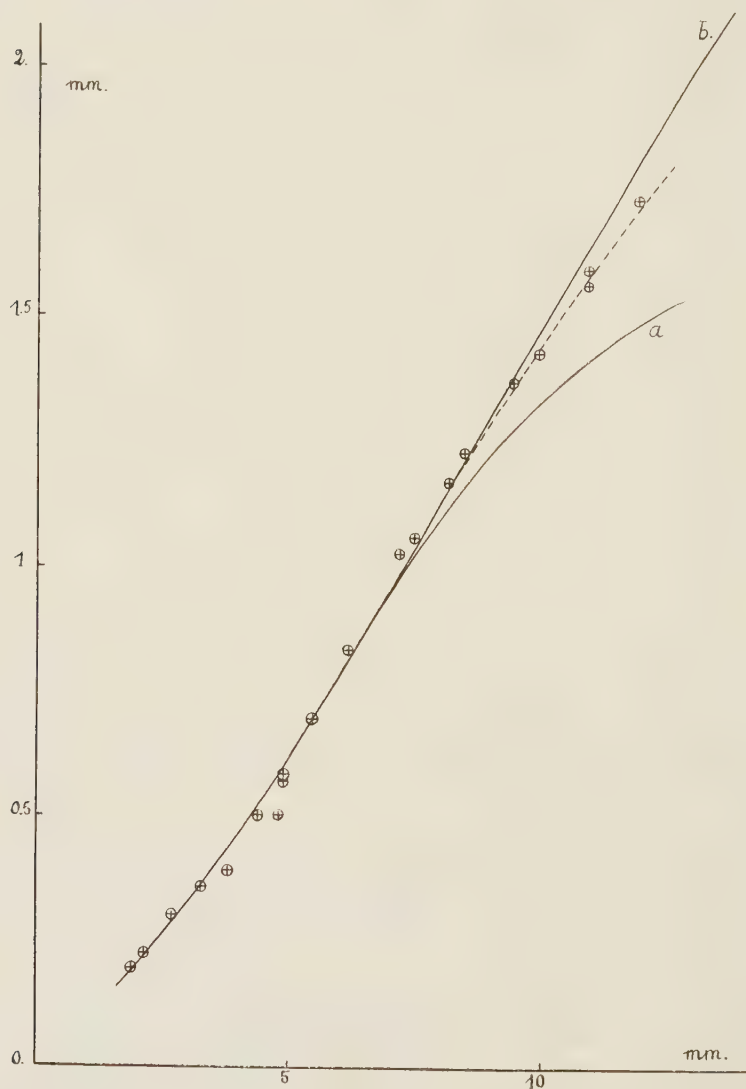


Graphique 19. — *G. Duebeni*. Croissance du propode du gnathopode 2 en fonction de la taille totale chez des femelles irradiées ---- ⊕, comparée à celle des femelles normales *a*, et des mâles normaux *b*.

Des mesures de la longueur totale du corps et de la longueur des variants sexuels ont été faites, pour les séries d'exuvies de ces deux femelles, exactement dans les mêmes conditions que pour les individus normaux. Ces mesures, données en millimètres, sont consignées dans le tableau V (♀ I).

Pour chacun des variants sexuels, les points obtenus en portant

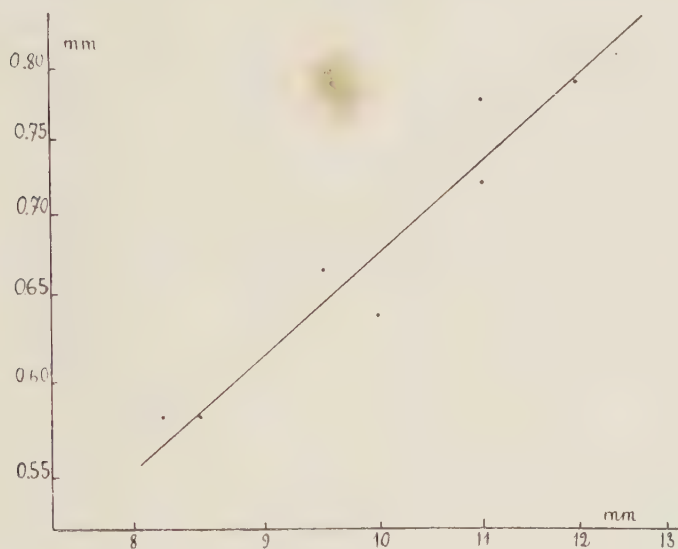
en abscisse la taille totale et en ordonnée la longueur du segment d'appendice étudié sont inscrits sur des graphiques où figurent déjà les courbes arithmétiques obtenues pour les appendices corres-



Graphique 20. — *G. Duebeni*. Croissance de la branche externe de l'uropode 3 en fonction de la taille totale chez des femelles irradiées ---- ⊕, comparée à celle des femelles normales *a*, et des mâles normaux *b*.

pondants chez les femelles et les mâles normaux (graphiques 18 à 20). Les points situés au niveau de la période d'indétermination se placent à peu près sur la courbe donnée pour les individus normaux, aux erreurs de mesure près. Ceux qui concernent la période de sexualisation décrivent une courbe de position intermédiaire entre celle qui se rapporte aux mâles normaux et celle qui est relative aux femelles normales.

Dans le cas particulier de l'uropode 3 (graphique 20), on remar-



Graphique 21. — *G. Duebeni*. Longueur du propode du gnathopode 1 en fonction de la taille totale chez des femelles irradiées. Période de sexualisation. Coordonnées logarithmiques.

quera en outre que la courbe de croissance concernant les femelles irradiées est beaucoup plus proche de celle des mâles normaux que de celle des femelles normales; alors que pour les deux paires de gnathopodes (graphiques 18 et 19), les courbes obtenues bien que nettement au-dessus de celles des femelles normales sont plus proches de celles-ci.

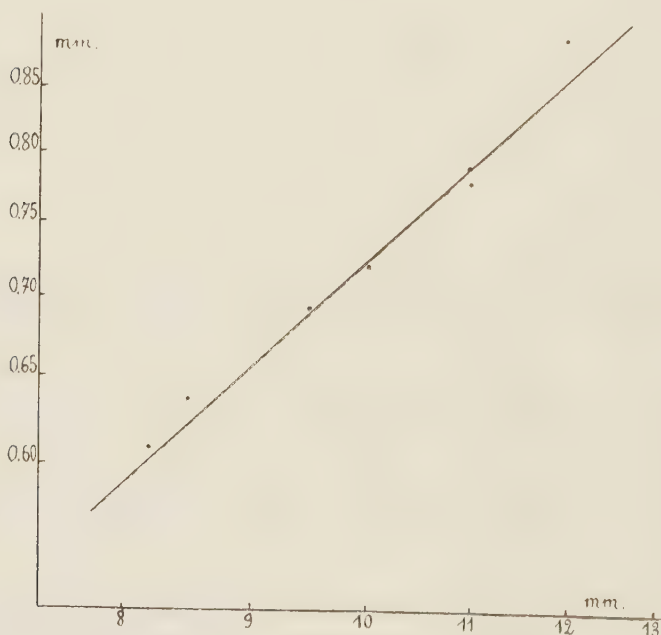
Pour les femelles irradiées, des graphiques en coordonnées logarithmiques ont été établis pour chacun des trois appendices, pendant la période de sexualisation, exactement de la même façon que pour les individus normaux (graphiques 21 à 23). Les coefficients

de croissance calculés sur ces graphiques sont inscrits dans le tableau VII, à côté des valeurs déjà obtenues pour ces coefficients chez des individus normaux.

TABLEAU VII

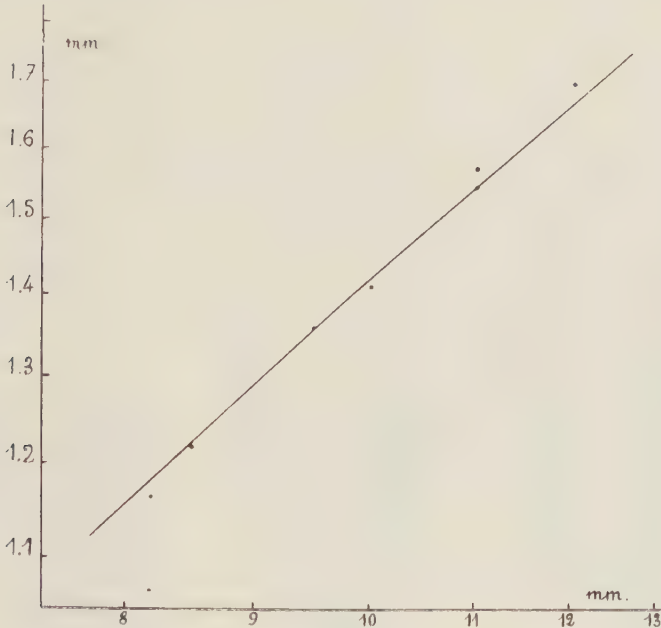
Appendice étudié	♂ normaux	♀ irradiées	♀ normales
G ₁	$\alpha = 1,29$	$\alpha = 0,88$	$\alpha = 0,68$
G ₂	$\alpha = 1,43$	$\alpha = 0,92$	$\alpha = 0,78$
U ₃	$\alpha = 1,15$	$\alpha = 0,93$	$\alpha = 0,65$

Ce tableau met en évidence, chez les femelles irradiées, *une augmentation manifeste du taux de croissance des variants*



Graphique 22 — *G. Duebeni*. Longueur du propode du gnathopode 2 en fonction de la taille totale chez les femelles irradiées. Période de sexualisation. Coordonnées logarithmiques.

sexuels par rapport au taux normal; le coefficient α devient, pour chacun des trois appendices, intermédiaire entre celui de la femelle normale et celui du mâle normal. De plus, en ce qui concerne l'uropode, ce coefficient est beaucoup plus voisin de celui qui a été trouvé pour les mâles normaux, que dans le cas des gnathopodes. On pourra apprécier, fig. 18 et pl. II, l'importance de la modifica-



Graphique 23. — *G. Duebeni*. Longueur de la branche externe de l'uropode 3 en fonction de la taille totale chez les femelles irradiées. Période de sexualisation. Coordonnées logarithmiques.

tion de la taille relative des variants sexuels chez une femelle irradiée (♀ 136, I), par comparaison avec les appendices correspondants d'individus normaux de même taille totale.

Ce tableau montre en outre que la différence obtenue pour chacun des appendices, entre le coefficient α des femelles irradiées et celui des femelles normales qui, dans le cas le moins favorable, est de 14 unités de l'ordre des centièmes, est bien supérieure à l'erreur absolue de mesure, puisque celle-ci n'excède pas 2 unités de l'ordre des centièmes.

En dehors d'irradiations portant sur des individus élevés au laboratoire depuis leur naissance et issus de la même portée que les individus témoins, j'ai eu l'occasion d'irradier des femelles de *G. Duebeni* prélevées dans la nature, mais provenant de la même station que la mère des individus précédents. L'étude de ces femelles permet de contrôler les résultats obtenus. J'étudierai ici, une de ces

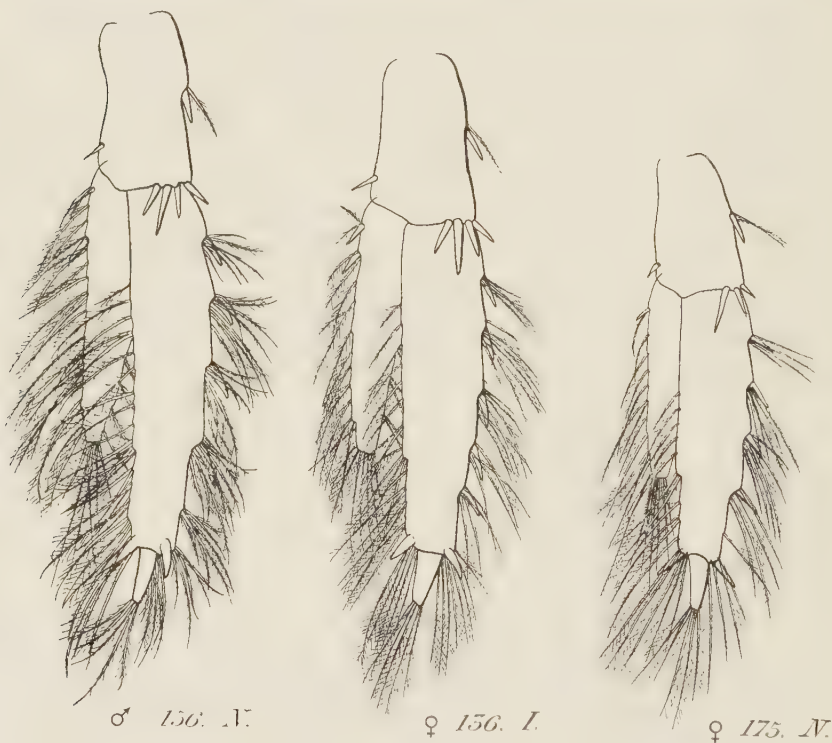


Fig. 18. — *G. Duebeni*, Uropodes 3, d'un mâle normal (♂ 156 N.), d'une femelle irradiée (♀ 136 I.), et d'une femelle normale (♀ 175 N.); ces trois individus mesurant 12 millimètres de longueur totale, $\times 30$.

femelles seulement, celle dont je possède le plus grand nombre d'exuvies; l'examen d'un plus grand nombre d'individus n'ajouterait rien aux résultats obtenus.

Voici par exemple, les conditions d'irradiation d'une femelle n° 202 prélevée dans la nature le 7 mai 1931. Le sexe se reconnaissait à la présence d'oostégites petits et lisses correspondant environ

au 2^e ou 3^e stade (¹). La première irradiation a été plus tardive que dans les cas précédents puisque l'animal mesurait à peu près 7 millimètres à ce moment-là.

♀ n° 202 du 7-5-31.

1^{re} irradiation du 7 au 11-5-31, durée : 91 h. 30.

Mue le 24 6-31.

Mue le 3 7-31.

Mue le 15-7-31.

2^e irradiation le 15-7-31, durée : 8 heures.

Mue le 27-7-31.

3^e irradiation du 27 au 28-8-31, durée : 48 heures.

Mue le 10-8-31.

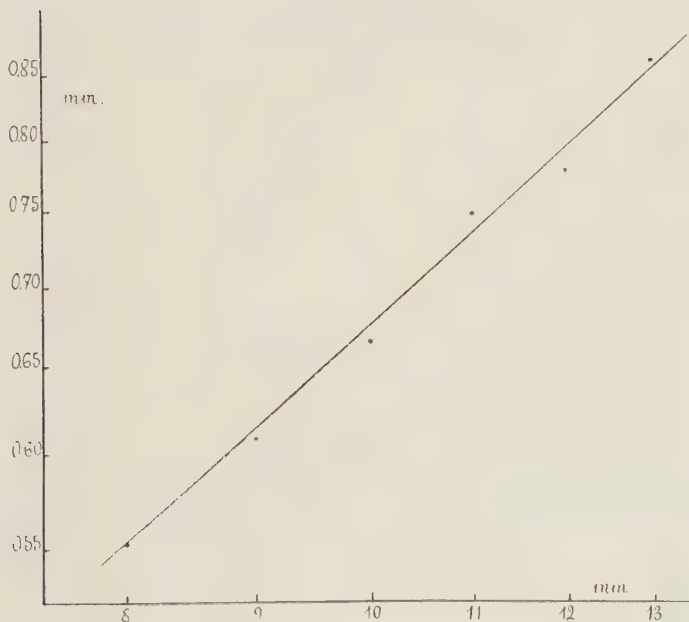
4^e irradiation du 23 au 25-8-31, durée : 48 heures.

Mue le 28-8-31.

5^e irradiation du 31-8-31 au 2-9-31, durée : 48 heures.

Mort de cette femelle le 16-9-31.

Dose de bromure de Radium employée dans tous les cas : 1 mgr. 56.



Graphique 24. — *G. Duebeni*. Longueur du propode du gnathopode 1 en fonction de la taille totale chez la femelle irradiée n° 202. Période de sexualisation. Coordonnées logarithmiques.

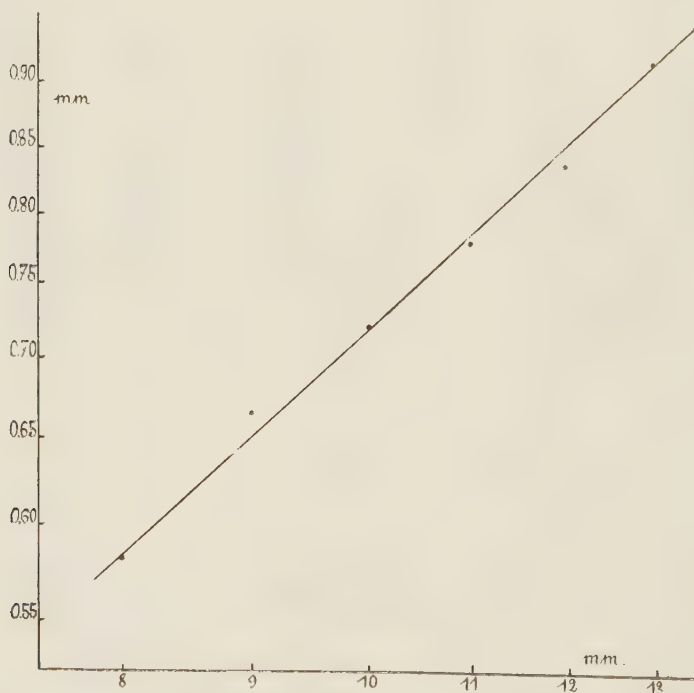
(¹) Cette femelle a effectué 6 mues au laboratoire. Elle n'a jamais pondu et a toujours présenté des oostégites lisses. Comme elle était déjà au moins au 2^e stade, quand elle a été récoltée, cela porte à 8 le nombre de stades à oostégites lisses qu'elle a présentés et qui normalement est de 5.

Les mesures (exprimées en millimètres), concernant la longueur totale du corps et la longueur des variants sexuels, pour les exuvies de cette femelle, sont portées dans le tableau VIII :

TABLEAU VIII

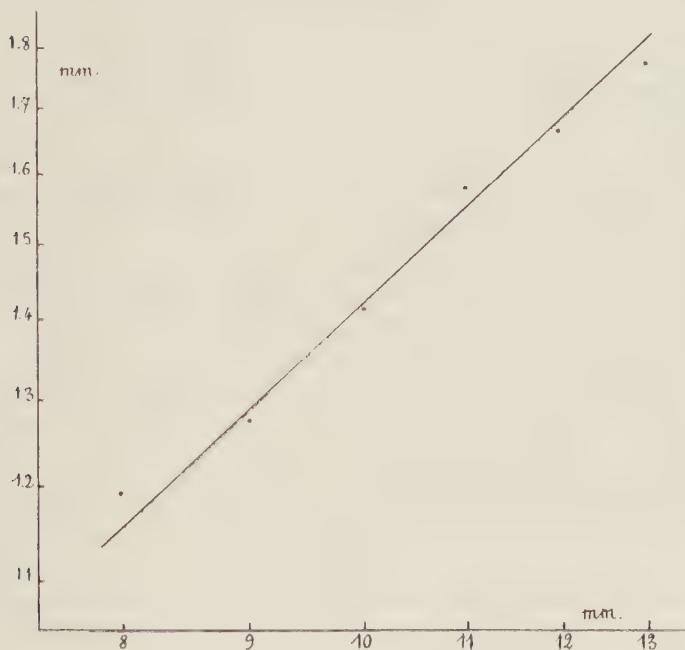
Taille totale	G ₁	G ₂	U ₃
8	0,5540	0,5817	1,1911
9	0,6094	0,6648	1,2742
10	0,6648	0,7202	1,4127
11	0,7479	0,7756	1,5889
12	0,7756	0,831	1,662
* 13	0,8587	0,9144	1,7728

Ces mesures permettent de construire, en coordonnées logarith-



Graphique 25. — *G. Duebeni*. Longueur du propode du gnathopode 2 en fonction de la taille totale chez la femelle irradiée n° 202. Période de sexualisation. Coordonnées logarithmiques.

miques, les droites représentatives de la croissance des gnathopodes et de la troisième paire d'uropodes (graphiques 24-26). Les coefficients de croissance sont calculés sur les graphiques comme précédemment. Les valeurs ainsi obtenues pour α (0,88 pour G_1 , 0,91 pour G_2 , 0,94 pour U_3) sont sensiblement les mêmes que celles qui ont été trouvées pour les femelles irradiées déjà étudiées, bien que l'irradiation de cette dernière femelle ait été un peu plus tardive.



Graphique 26. — *G. Duebeni*. Longueur de la branche externe de l'uropode 3 en fonction de la taille totale chez la femelle irradiée n° 202. Période de sexualisation. Coordonnées logarithmiques.

4. Forme et ornementation des variants sexuels chez des individus normaux et des femelles irradiées.

Chez le *G. Duebeni*, comme d'ailleurs chez la plupart, des espèces du genre *Gammarus*, le dimorphisme sexuel portant sur la forme et l'ornementation des variants sexuels est peu accusé et intéresse seulement les gnathopodes. Chez les mâles (voir planche II),

les propodes des deux paires de gnathopodes présentent, au niveau de la série palmaire de soies (*s. p.*) une forte épine tronquée (*e. t.*) qui n'existe pas chez les femelles; de plus, les épines situées à l'angle palmaire (*a. p.*) sont plus fortes que chez ces dernières et leur disposition un peu différente. Enfin, le propode du gnathopode I présente un bord palmaire plus oblique chez le mâle que chez la femelle.

Il était intéressant de savoir si, chez les femelles dont les ovaires sont inhibés par irradiation, l'augmentation du taux de croissance des gnathopodes s'accompagne de modifications de la forme et de l'ornementation de ces appendices et, pour cela, de les comparer à ceux de ♀ et de ♂ normaux de même taille totale. Dans ce but, j'ai figuré, planche II, les deux paires de gnathopodes de trois individus mesurant 12 millimètres de taille totale : un mâle normal, une femelle irradiée et une femelle normale. Ces figures montrent que les propodes des gnathopodes 1 et 2 de la femelle irradiée (♀ 136, I.), bien que d'une taille intermédiaire entre celle des segments d'appendices correspondants du mâle normal (♂ 156, N.) et de la femelle normale (♀ 175, N), restent néanmoins nettement du type femelle. Ils diffèrent toujours de ceux des mâles par la forme du bord palmaire (G_1) et par l'absence de l'épine tronquée caractéristique du bord palmaire de ces derniers (G_1 et G_2). J'ai figuré en outre, pl. II, les gnathopodes 1 et 2 (G'_1 et G'_2) du mâle normal (156, N), au stade de 9 mm. 5 de longueur totale, afin de comparer les gnathopodes de la femelle irradiée à des gnathopodes de mêmes dimensions d'un mâle normal. On constate que les gnathopodes du mâle normal présentent déjà, à ce stade, leur forme et leurs épines caractéristiques.

En résumé, dans le but de réaliser des expériences de castration, des femelles et des mâles de *G. Duebeni* ont été soumis à des irradiations au bromure de Radium. Les irradiations, effectuées dans des conditions bien déterminées, se sont montrées efficaces seulement dans le cas des femelles. Chez ces dernières, sous l'action de l'irradiation, les ovaires ne sont pas détruits mais seulement inhibés; l'inhibition n'est pas définitive et de nouvelles irradiations sont nécessaires pour maintenir la stérilité de ces femelles. Si l'irradiation est pratiquée sur des femelles adultes aussitôt après une ponte, la réponse est en général très rapide et, dès la mue suivante,

les femelles ne pondent plus. Mais, en irradiant des femelles à des temps de plus en plus éloignés de la ponte, on met en évidence un temps de latence après lequel les ovocytes achèvent leur croissance et sont pondus normalement à la mue suivante. Dans ce cas, l'inhibition des ovaires se manifeste seulement deux mues après l'irradiation.

Chez les femelles de *G. Duebeni*, les oostégites apparaissent à la 8^e mue ; il existe ensuite 5 stades à oostégites lisses qui marquent chacun une augmentation de la taille de ces appendices. A la puberté (13^e mue), les oostégites apparaissent bordés de longues soies ; ils forment alors une chambre incubatrice complète qui reçoit aussitôt la première ponte. A chacune des mues suivantes, les soies des oostégites sont rejetées avec l'exuvie et remplacées par des soies de nouvelle formation, en même temps que de nouvelles pontes s'effectuent. Lorsque les femelles sont soumises à des irradiations prépubérales, la 13^e mue, et aussi les mues suivantes, si l'irradiation a été suffisante, ne sont pas suivies de ponte et l'on peut constater que les oostégites n'acquièrent pas de soies ovigères. Ces femelles continuent à présenter des oostégites lisses au delà des 5 stades normaux. Dans le cas d'irradiations post-pubérales, dès la première mue non suivie de ponte, les oostégites des femelles ne présentent plus de soies ovigères. Enfin, si de nouvelles irradiations ne sont pas effectuées en temps voulu, pour maintenir l'inhibition des ovaires, l'on observe, à un moment donné, la reprise de la ponte et, corrélativement, la réapparition des soies ovigères.

Chez le *G. Duebeni*, les gnathopodes et la troisième paire d'uropodes peuvent être considérés comme variants sexuels ; à ce titre, ils présentent des phénomènes de dysharmonie de croissance et diffèrent, d'un sexe à l'autre, par leur taille, leur forme et leur ornementation. Ces différences n'existent pas d'emblée chez les jeunes ; elles n'apparaissent que lorsque les individus atteignent une taille totale de 7 millimètres environ. Celles qui portent sur la taille des variants sexuels témoignent d'une variation du taux de dysharmonie en rapport avec le sexe. Le calcul des coefficients de croissance permettant d'apprécier, dans chaque cas, le sens de la dysharmonie et l'importance de cette variation, a été effectué pour un certain nombre d'individus provenant de la même portée et élevés dans des conditions aussi semblables que possible. Les uns ont

servi de témoins, les autres ont été irradiés. Les nombres obtenus, pour les individus normaux, montrent que les gnathopodes 1 et 2 dont la croissance est tout d'abord à peu près harmonique dans les deux sexes, présentent ensuite une dysharmonie positive chez les mâles et négative chez les femelles. L'uropode 3 se comporte différemment : il présente tout d'abord une dysharmonie positive dans les deux sexes, puis le taux de croissance diminue ; mais, chez les mâles, la dysharmonie reste positive, alors que chez les femelles, elle devient négative. Les coefficients de croissance obtenus pour des femelles dont les ovaires ont été inhibés par des irradiations prépubérales sont comparés avec ceux qui concernent des individus normaux, pour la période de différenciation des variants sexuels. On constate que les coefficients de croissance des variants sexuels des femelles irradiées sont supérieurs à ceux des femelles normales et intermédiaires entre ces derniers et ceux des mâles normaux ; celui de l'uropode 3, en particulier, devient très voisin de celui du mâle normal.

En ce qui concerne les différences sexuelles portant sur la forme et l'ornementation des gnathopodes, la comparaison de ces appendices chez des individus normaux et des femelles irradiées montre que, chez ces dernières, l'augmentation de la taille relative des gnathopodes, consécutive à la castration, ne s'accompagne pas de modification de la structure de ces appendices qui reste nettement du type femelle.

CHAPITRE VI

PARASITISME ET CARACTÈRES SEXUELS SECONDAIRES CHEZ *GAMMARUS PULEX* L.

1. Le parasite et son action sur l'hôte.

Le lot de *Gammarus pulex* qui sera étudié dans ce chapitre provient d'un petit ruisseau d'eau douce situé aux environs de Carteret (Manche). Ce lot comprenait, à côté d'un certain nombre d'individus sains, des mâles et des femelles parasités par les larves d'un Acanthocéphale : *Polymorphus minutus* [(GOEZE 1782) ; LUEHE, 1911] ⁽¹⁾. La proportion des individus infestés était environ de moitié ; en général, il y avait un ou deux parasites dans chaque hôte, mais dans certains cas, j'ai pu en compter jusqu'à cinq.

Les larves de *Polymorphus* sont situées dans la cavité viscérale où elles occupent un assez large espace. En effet, leurs dimensions par rapport à celles de l'hôte sont relativement grandes ; elles mesurent environ 1 millimètre de longueur sur 0 mm. 5 de diamètre. Lorsque l'hôte présente plus de deux parasites, le volume de ces derniers entraîne une assez forte compression des organes et en particulier de l'appareil digestif.

Il est important de signaler que les Gammares parasités continuent à muer, ce qui permet d'étudier l'influence de la présence du parasite sur leur croissance.

Les femelles adultes parasitées ne pondent pas et je n'ai jamais observé qu'elles présentent un appariage durable. L'examen histologique des glandes génitales de ces femelles ne révèle aucun phénomène de dégénérescence ; mais les ovaires sont arrêtés dans leur évolution et, en particulier, la vitellogénèse est complètement inhibée. La structure de ces ovaires est comparable à celle que l'on

(1) Ces larves ont été déterminées par M. R. PH. DOLLFUS, auquel j'adresse tous mes remerciements.

observe, pour les ovaires de femelles saines, après une ponte, ou encore avant la puberté.

Les ovaires des femelles parasitées n'étant pas détruits, on peut supposer que si le parasite venait à disparaître, les gonades pourraient de nouveau fonctionner. Mais la disparition spontanée des larves de *P. minutus* par dégénérescence ou tout autre processus ne doit se produire que rarement dans la nature. En effet, le cycle du parasite comportant deux hôtes (¹), le plus souvent les femelles de *G. pulex* hébergent tout le reste de leur vie les larves de *P. minutus*. La présence de ces larves dans la cavité viscérale des femelles de *G. pulex* réalise donc la castration indirecte et permanente de ces femelles.

Par contre, chez les mâles parasités, les testicules évoluent normalement et les vésicules séminales sont bourrées de spermatozoïdes. J'ai observé fréquemment des mâles parasités appariés, mais toujours avec des femelles saines.

Il est remarquable de constater que les individus des deux sexes ne réagissent pas de la même manière à l'action des larves de *Polymorphus*. Chez les femelles, l'inhibition des ovaires est certainement due aux nouveaux échanges qui s'établissent entre ces larves et l'hôte et probablement à l'utilisation par le parasite, des matériaux nutritifs qui étaient normalement destinés à la vitello-génèse.

2. L'évolution des oostégites chez les femelles parasitées.

L'évolution des oostégites chez les femelles normales de *G. pulex* est comparable à celle qui a été observée pour les femelles de *G. Duebeni* ; mais, d'après E. W. SEXTON (1924), l'apparition des oostégites est plus précoce que chez cette dernière espèce, car on peut les observer dès la 6^e mue. Cet auteur signale, en outre, que les femelles de *G. pulex* sont adultes à la 11^e mue ; il en résulte que les exuvies 7 à 11 présentent des oostégites lisses, alors que

(¹) On sait en effet que les larves de *P. minutus* ne peuvent achever leur développement que dans le tube digestif d'un deuxième hôte (Cauard, Sarcelle) ayant absorbé le Gammaré.

les suivantes présentent des oostégites bordés de soies ovigères. Il existe donc chez *G. pulex*, 5 stades à oostégites lisses.

Or, si l'on examine les oostégites de femelles adultes parasitées, on constate qu'ils sont dépourvus de soies ovigères alors que, dans un même lot, les femelles saines de taille comparable ou même de taille plus faible, qui présentent des ovaires fonctionnels, ont des oostégites pourvus de soies.

Chez les femelles parasitées, l'on observe donc, en même temps que l'inhibition des ovaires, l'absence concomitante des soies ovigères (LE ROUX, 1931, *b*).

3. Le taux de croissance des variants sexuels chez des individus normaux et parasités.

Chez le *G. pulex*, comme chez le *G. Duebeni*, les différences sexuelles portent surtout sur la taille relative du propode des deux paires de gnathopodes et de la branche externe de la troisième paire d'uropodes.

Nous avons vu dans le chapitre précédent, qu'au point de vue de la variation du taux de croissance en rapport avec le sexe, les gnathopodes 1 et 2 se comportent de façon analogue : taux de croissance sensiblement égal à l'unité pendant la période d'indétermination, puis augmentation du taux de croissance chez le mâle et diminution de ce taux chez la femelle, pendant la période de sexualisation. Aussi, je me limiterai, dans ce chapitre, à l'étude de la croissance relative du gnathopode 1 et de l'uropode 3.

Au lieu d'effectuer des mesures sur des exuvies, comme dans le cas des expériences d'irradiation, j'aurai à faire des mesures sur des individus entiers. Tous les individus du lot ont été fixés dans les mêmes conditions, en alcool à 70°. Malgré cela, ils meurent dans des positions qui rendent la longueur totale du corps difficile à apprécier exactement. Or, nous avons vu précédemment, que pour une étude de la croissance relative, au lieu de prendre comme variable x la longueur du corps tout entier on peut, si cela est plus commode, prendre une grandeur qui lui soit harmonique, sans que les résultats soient changés. Or, B. W. KUNKEL et J. A. ROBERTSON (1928) ont montré que chez le *Gammarus Chevreuxi*, le propode du périopode 1 croît harmoniquement avec le corps tout entier

et j'ai obtenu le même résultat pour le *G. Duebeni*. Pour le *G. pulex*, si l'on construit un graphique en portant en abscisses les logarithmes des longueurs totales du corps et en ordonnées les logarithmes des longueurs correspondantes du propode du périopode 1, pour quelques individus, la droite obtenue a un coefficient angulaire sensiblement égal à 1. La longueur du propode du périopode 1 peut donc être prise comme indice de la taille totale, c'est-à-dire comme standard ⁽¹⁾. Elle est mesurée, au niveau du bord antérieur de ce segment, depuis la zone d'articulation avec le carpe, jusqu'au point d'insertion des soies qui bordent la zone d'articulation avec le dactyle.

Tous les individus du lot ont été triés et groupés de la façon suivante : femelles saines, femelles parasitées, mâles sains, mâles parasités.

Pour chacun des individus de ces groupes, j'ai effectué trois mesures, selon la méthode déjà utilisée : longueur du périopode 1, longueur du gnathopode 1 et longueur de l'uropode 3.

Dans chacun de ces groupes, les mesures ont été classées suivant la longueur du périopode. Puis, pour chaque longueur de périopode, j'ai calculé une valeur moyenne de la longueur du gnathopode 1 et de l'uropode 3, pour le nombre d'individus mesurés correspondants. Ces moyennes m'ont servi à établir les graphiques utilisés pour le calcul des coefficients de croissance.

On verra par la suite, que l'incertitude qui existe sur les graphiques entre les points et les droites fixant le taux de croissance des variants sexuels est plus importante pour le *G. pulex* qu'elle ne l'était dans le cas du *G. Duebeni*. Cela provient du fait que, à l'erreur de mesure qui est à peu près la même que dans le cas du *G. Duebeni*, s'ajoute l'erreur due à la variation individuelle : en effet, dans le cas du *G. pulex*, chaque mesure effectuée correspond à un individu différent. De plus, les moyennes établies pour un lot d'individus en nombre limité ne portent pas toutes sur un nombre d'individus suffisant pour éliminer l'erreur due à la variation.

Quoi qu'il en soit, et malgré ces incertitudes, nous verrons que les différences existant entre la croissance relative des variants

(1) Pour abrégé, lorsqu'il sera question du propode du périopode 1, j'écirai maintenant : périopode 1.

sexuels chez des individus sains et ceux qui sont parasités sont assez importantes pour pouvoir être prises en considération.

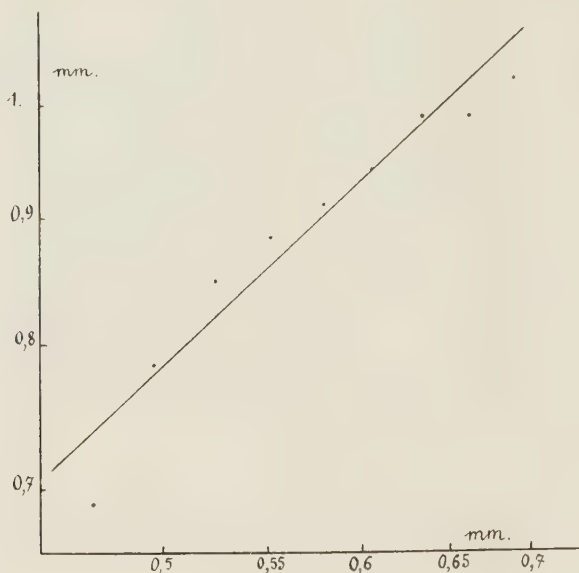
Si l'on compare les variants sexuels de femelles adultes de même longueur de péréiopode 1, les unes saines, les autres parasitées, on n'observe pas de différence de taille appréciable, pour ces appendices. Il en résulte que le taux de croissance des variants sexuels ne paraît pas modifié par l'inhibition des ovaires consécutive à la présence des parasites. Mais, n'ayant eu à ma disposition, pour effectuer cette comparaison, que 5 femelles parasitées, je dois faire une réserve concernant ce résultat. Les autres femelles parasitées qui faisaient partie du lot recueilli avaient été disséquées ou fixées, en vue de l'étude des gonades, avant que j'entreprenne ces mesures.

Les mesures effectuées chez des mâles sains et des mâles parasités portent sur un plus grand nombre d'individus : 37 pour les premiers et 40 pour les seconds. Les longueurs moyennes des variants sexuels, calculées d'après ces mesures et exprimées en millimètres, sont consignées dans le tableau IX.

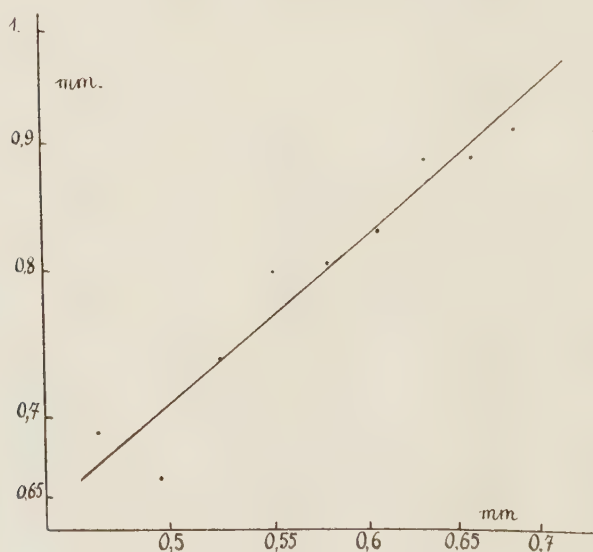
TABLEAU IX

P ₁	♂ sains			♂ parasités		
	N	G ₁	U ₃	N	G ₁	U ₃
0,4692	2	0,6900	0,7866	2	0,6900	0,8694
0,4968	2	0,7866	0,9246	4	0,6624	0,8625
0,5244	4	1,8487	0,9798	4	0,7383	0,9290
0,552	2	0,8832	1,1454	2	0,8004	1,0488
0,5796	3	0,9108	1,1592	6	0,8048	1,0902
0,6072	7	0,9384	1,2025	7	0,8280	1,1040
0,6348	4	0,9867	1,3524	8	0,8832	1,1799
0,6624	8	0,9867	1,3248	2	0,8832	1,1937
0,6900	5	1,0212	1,3634	5	0,9053	1,2806

La première colonne de ce tableau donne les longueurs exactes, en millimètres, du propode du péréiopode 1. Ces longueurs prises comme indice de la taille des individus ont servi de base pour les classer. L'une de ces longueurs diffère en général de la longueur suivante de 3/100^e de millimètre environ. A chacune des deux sortes de mâles correspondent trois colonnes : N indique le nombre d'individus mesurés, G₁ la longueur moyenne du propode du gna-



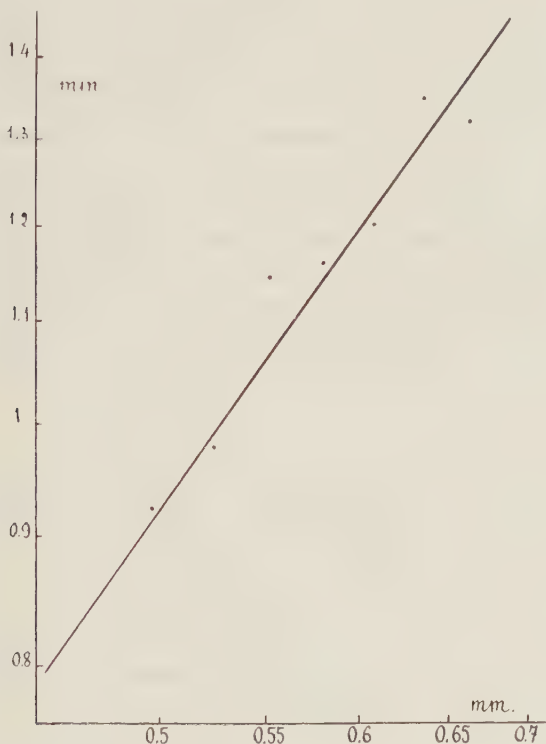
Graphique 27. — *G. pulex*. Longueur moyenne du propode du gnathopode 1 en fonction de la longueur du propode du péréiopode 1 pris comme indice de la taille des individus. Coordonnées logarithmiques. Mâles sains.



Graphique 28. — *G. pulex*. Longueur moyenne du propode du gnathopode 1 en fonction de la longueur du propode du péréiopode 1 pris comme indice de la taille des individus. Mâles parasités. Coordonnées logarithmiques.

thopode 1 et U_3 la longueur moyenne de la branche externe de l'uropode 3 pour chaque longueur de péréiopode.

Ce tableau montre déjà, qu'au delà d'une taille totale correspondant à une longueur de péréiopode de 0 mm. 4692, les appendices étudiés sont toujours nettement plus petits chez les mâles parasités que chez les mâles sains.



Graphique 29. — *G. pulex*. Longueur moyenne de la branche externe de l'uropode 3 en fonction de la longueur du propode du péréiopode 1. Mâles sains. Coordonnées logarithmiques.

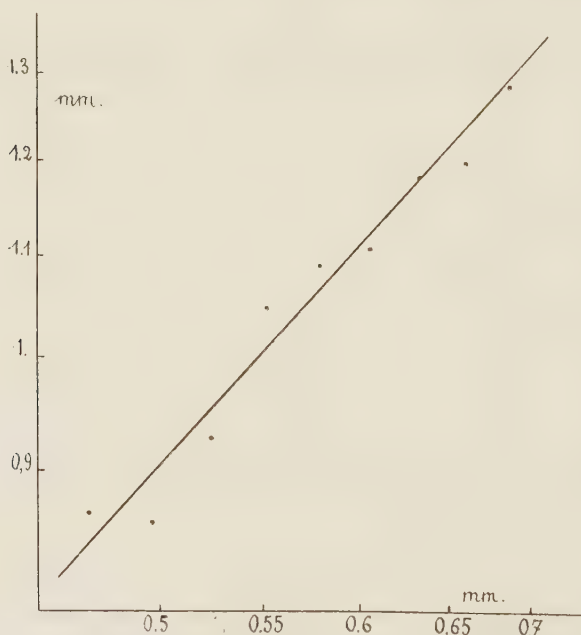
Des graphiques ont été établis en portant en abscisses les logarithmes des longueurs successives de péréiopode et en ordonnées les logarithmes des longueurs moyennes des variants sexuels étudiés, d'une part pour les mâles sains (graphiques 27 et 29) et d'autre part pour les mâles parasités (graphiques 28 et 30). Les coeffi-

cients angulaires des droites obtenues ont été calculés comme précédemment et leurs valeurs réunies dans le tableau X :

TABLEAU X

σ	G_1	U_3
sains	$\alpha = 0,94$	$\alpha = 1,43$
parasités	$\alpha = 0,84$	$\alpha = 1,1$

Ce tableau permet de constater que *le taux de croissance des variants sexuels, chez les mâles parasités, est inférieur au taux normal*. Il montre en outre que la différence existant entre le taux



Graphique 30. — *G. pulex*. Longueur moyenne de la branche externe de l'uropode 3 en fonction de la longueur du propode du périopode 1. Mâles parasités. Coordonnées logarithmiques.

de croissance de ces appendices chez les mâles normaux et les mâles parasités est plus importante pour l'uropode que pour le gnathopode. Mais, dans le cas du gnathopode, cette différence est encore suffisante pour permettre de conclure avec de fortes probabilités, puisqu'elle est égale à 10 unités de l'ordre des centièmes.

Remarquons d'ailleurs, que l'importance de la diminution du coefficient de croissance chez les mâles parasités doit être variable. Elle dépend en premier lieu de l'âge des individus au moment où ils sont infestés ; il est évident que la diminution du taux de croissance sera d'autant plus appréciable que l'animal présentera des variants sexuels moins différenciés à ce moment-là. Elle doit dépendre également du nombre des parasites. En effectuant mes mesures, j'ai toujours eu soin de noter le nombre de larves existant dans chaque *Gammarus*, afin de voir si l'importance de la diminution du taux de croissance des variants sexuels était proportionnelle à ce nombre. En général, à taille égale, les individus qui renferment le plus grand nombre de parasites présentent des appendices plus petits que les autres ; mais ces différences sont faibles et ne sont pas toujours proportionnelles au nombre de parasites.

En résumé, la présence de larves de *Polymorphus minutus* dans la cavité viscérale du *G. pulex* détermine, chez les femelles, l'inhibition des ovaires, alors que chez les mâles, les testicules continuent à évoluer normalement. Chez les femelles adultes, la stérilité consécutive à la présence du parasite s'accompagne de la disparition concomitante des soies ovigères ; mais, le taux de croissance des variants sexuels ne paraît pas modifié. Chez les mâles, la présence des parasites entraîne des modifications du taux de croissance des variants sexuels. Le calcul des coefficients de croissance effectué pour les variants sexuels d'individus sains et d'individus parasités, provenant d'une même station, permet de constater que les nombres obtenus pour ces derniers, sont inférieurs à ceux qui fixent le taux de dysharmonie des variants sexuels chez les mâles normaux.

CHAPITRE VII

INTERPRÉTATION DES RÉSULTATS ET CONCLUSIONS

Dans les chapitres qui précèdent, j'ai exposé les résultats d'une série de recherches effectuées en vue d'établir d'une part, le déterminisme de la formation des oostégites, en particulier, des soies ovigères et d'autre part, le mécanisme de la différenciation des variants sexuels, chez quelques Gammariens. A cet effet, j'ai étudié l'évolution de ces organes chez des individus normaux et les modifications apportées au cours habituel de leur croissance tout d'abord, chez le *G. Duebeni*, à la suite d'expériences d'irradiation et ensuite, chez le *G. pulex*, par la présence de parasites (larves de *Polymorphus minutus*).

Dans le présent chapitre, les résultats obtenus chez ces deux espèces seront confrontés et discutés, puis comparés avec les faits de même ordre déjà connus chez les Crustacés.

J'envisagerai, en premier lieu, le déterminisme de la formation des oostégites et des soies ovigères puis, en second lieu, le mécanisme de la différenciation des variants sexuels.

1. Le déterminisme de la formation des oostégites et des soies ovigères.

Les oostégites apparaissent chez les jeunes femelles de *Gammarus* à un stade variable selon l'espèce : 8^e mue pour *G. Duebeni*, 6^e mue pour *G. pulex*. Chez ces deux espèces, les stades sans oostégites sont suivis normalement de 5 stades à oostégites lisses. Les oostégites augmentent de taille à chaque mue, mais tant qu'ils sont lisses, ils forment une chambre incubatrice mal close et impropre à maintenir des œufs. A la puberté, 13^e mue pour *G. Duebeni*, 11^e mue pour *G. pulex*, apparaissent de longues soies bordant les oostégites ; ces derniers forment alors une chambre incubatrice

complète qui reçoit aussitôt la première ponte. Chacune des mues suivantes s'accompagne d'une ponte et à chacune d'elles, les soies des oostégites sont rejetées avec l'exuvie et remplacées par des soies de nouvelle formation.

Si l'on produit expérimentalement un arrêt du fonctionnement ovarien (irradiation de femelles adultes de *G. Duebeni*), dès la première mue non suivie de ponte, les oostégites ne renouvellent pas leurs soies ovigères. Si la cause produisant l'inhibition des ovaires cesse d'être efficace, ceux-ci reprennent leur fonctionnement et corrélativement, des soies ovigères se reforment qui apparaissent à la mue précédant la reprise de la ponte.

Si l'inhibition des ovaires est produite par la présence d'un parasite (*G. pulex* parasité par les larves de *P. minutus*), le résultat est le même; les femelles ne pondent plus et leurs oostégites ne présentent plus de soies ovigères.

Ces observations se complètent et permettent de conclure, avec de fortes probabilités, que la formation des soies ovigères est directement en rapport avec le fonctionnement ovarien. Deux faits donnent à penser que leur formation est même plus particulièrement en rapport avec la vitellogénèse. Le premier c'est que, lorsque les soies ovigères se forment pour la première fois, l'ovaire était déjà le siège, depuis un certain temps, de phénomènes d'ovogénèse et que c'est seulement lorsque la première série d'ovocytes a commencé à se charger de vitellus que la formation des soies a débuté. Le second, c'est que aux stades suivants, l'accumulation de vitellus dans le cytoplasme des ovocytes précède toujours l'ébauche des soies ovigères à l'intérieur des oostégites.

On peut donc penser que, pendant la période de vitellogénèse, la glande génitale femelle libère une substance agissant spécifiquement sur les oostégites et sur eux seulement. Sans rien préjuger de la nature de cette substance, il ne paraît pas invraisemblable de supposer qu'elle est transportée par le sang jusqu'aux oostégites dans lesquels existent de nombreuses lacunes sanguines au contact desquelles prennent naissance les soies ovigères. Dans tous les cas, les soies ovigères peuvent être considérées comme un témoin très fidèle de l'état de fonctionnement de la glande génitale.

Quant à la formation des oostégites, elle paraît indépendante du fonctionnement ovarien, puisque des irradiations antérieures à leur apparition (♀ de *G. Duebeni*) et qui se montrent efficaces par la

suite, par l'inhibition des ovaires et l'absence concomitante de soies ovigères, n'empêchent pas leur formation.

Il est intéressant de rapprocher ces observations de celles qui ont été effectuées par V. HAEMMERLI-BOVERI (1926), sur la formation du sac incubateur chez un Crustacé Isopode : *Asellus aquaticus* L. Les femelles de cette espèce présentent une poche incubatrice formée de quatre paires d'oostégites insérés à la base des quatre paires de pattes antérieures. Les femelles immatures présentent des oostégites étroits. A la mue qui suit le premier accouplement : mue parturiale, les oostégites étroits sont remplacés par des oostégites larges délimitant une chambre incubatrice propre à l'incubation qui reçoit aussitôt la première ponte. Quand les jeunes sortent du marsupium, une autre mue se produit : mue intermédiaire, qui marque le retour des oostégites à la forme étroite et n'est pas accompagnée de ponte. A la mue suivante, les oostégites larges reparaissent, en même temps que la chambre incubatrice se remplit d'une nouvelle portée et ainsi de suite, une mue parturiale alternant régulièrement avec une mue intermédiaire.

En somme, alors que chez les femelles de *G. Duebeni* ou de *G. pulex*, à partir de la puberté chaque mue s'accompagne de l'apparition d'oostégites pourvus de soies ovigères et d'une ponte, chez l'*A. aquaticus* c'est seulement toutes les deux mues que les oostégites prennent leur forme large et qu'une ponte s'effectue. Chez les Gammares, la présence d'oostégites bordés de soies ovigères est l'indice d'un ovaire fonctionnel alors que chez les Aselles, c'est la forme large des oostégites qui témoigne de la faculté de ponte.

V. HAEMMERLI-BOVERI ayant réussi à détruire les ovaires des femelles adultes d'*A. aquaticus* par irradiation au bromure de Radium a observé qu'à chacune des mues suivantes, les oostégites des femelles castrées restent toujours étroits. Cet auteur conclut à une action directe de l'ovaire sur la formation des larges oostégites. Par contre, il montre que leur développement sous forme de lamelles étroites est indépendant du fonctionnement des gonades.

Les résultats de mes expériences d'irradiation sur des femelles de *G. Duebeni* concordent donc avec ceux obtenus par V. HAEMMERLI-BOVERI par irradiation des femelles d'*A. aquaticus*. Il est possible que l'on me présente la même objection que celle faite à cet auteur : l'irradiation a pu agir directement sur les oostégites pour empêcher la formation des soies ovigères. Il faudrait alors

admettre que les oostégites sont sensibles aux mêmes doses de rayonnement que les ovaires pour expliquer le synchronisme toujours constaté entre l'arrêt du fonctionnement des gonades et la non-formation des soies. Mes observations relatives à la répercussion de l'inhibition des ovaires consécutive à la présence d'un parasite (femelles de *G. pulex* parasitées par des larves de *P. minutus*), sur l'évolution des oostégites, permettent d'éliminer cette objection et confirment les conclusions tirées des expériences d'irradiation. Nous avons vu en effet, que l'inhibition à distance des ovaires par le parasite est corrélative de la non-formation des soies ovigères. On peut bien admettre que dans ce cas, la probabilité pour que le parasite ait une action spécifique justement limitée aux oostégites est extrêmement faible.

Un autre argument en faveur de mes conclusions est apporté par l'étude de femelles dites « intersexuées ». Au cours d'un élevage, on peut quelquefois observer, à côté de nombreux mâles et femelles qui se développent normalement, quelques individus dont les variants sexuels offrent des caractères intermédiaires entre ceux des femelles et ceux des mâles normaux. Le sexe génétique de ces intersexués se reconnaît à la présence d'oostégites chez les femelles et de pénis chez les mâles. Un certain nombre de femelles intersexuées appartenant à l'espèce *Gammarus Chevreuxi*, ont été étudiées par E. W. SEXTON et J. S. HUXLEY (1921) et E. W. SEXTON (1924). Ces auteurs mentionnent que ces femelles ne présentent jamais d'ovaires bien développés et que leurs oostégites sont ou bien pourvus de soies rudimentaires ou bien dépourvus de soies suivant l'état de réduction des ovaires. E. W. SEXTON (1924, p. 392, fig. 4), a représenté côte à côte les oostégites insérés à la base de la seconde paire de gnathopodes, pour une femelle normale et une femelle intersexuée (la plus masculinisée de toutes). On peut constater, sur ce dessin, que l'oostégite prélevé sur la femelle normale présente de longues soies ovigères alors que celui qui provient de la femelle intersexuée en est dépourvu.

J'ai eu l'occasion d'observer moi-même, une femelle intersexuée de *G. Duebeni* (♀ n° 25, élevage 1927). Cette femelle, bien qu'ayant présenté une croissance tout d'abord plus lente que celle des autres individus, a atteint une taille supérieure à celle des femelles de même âge de l'élevage, et, à la 16^e mue, elle a l'aspect d'un mâle. Les ovaires de cette femelle ne se sont jamais complètement déve-

loppés et, à partir du stade correspondant normalement à la puberté, ses oostégites se sont montrés ou bien pourvus de soies rudimentaires (ovaires partiellement fonctionnels, exuvies 14 et 17) ou bien dépourvus de soies (ovaires non fonctionnels, exuvie 16) ⁽¹⁾.

Il résulte de l'observation des femelles intersexuées, qu'une insuffisance fonctionnelle des ovaires, indépendante de toute action expérimentale externe et de la présence de parasites, est encore corrélative soit de la réduction, soit de l'absence totale de soies ovigères, suivant le degré de déficience de la gonade.

Toutes ces observations sont concordantes et permettent de conclure que, chez les Gammarieus, la formation des soies ovigères est déterminée au cours du fonctionnement ovarien, par l'accumulation des réserves dans les ovocytes, alors que le développement des oostégites paraît au contraire indépendant de l'activité des gonades.

2. Le mécanisme de la différenciation des variants sexuels.

Chez les deux espèces étudiées : *G. Duebeni* et *G. pulex*, les appendices que l'on peut considérer comme variants sexuels sont les suivants : gnathopodes 1 et 2, uropodes 3. Ces appendices présentent, suivant le sexe, des différences qui portent sur leur taille, leur forme et leur ornementation. Ces différences n'existent pas d'emblée chez les jeunes, elles n'apparaissent qu'à partir d'un stade donné, variable selon l'espèce et antérieur à la puberté, qui marque le point de départ de la différenciation progressive des variants sexuels.

On sait que les appendices qui différencient les sexes présentent des phénomènes de dysharmonie de croissance. Les différences de taille présentées par les variants sexuels traduisent des différences de leur croissance relative et par suite, une variation du taux de dysharmonie en rapport avec le sexe. Le calcul des coefficients de croissance des variants sexuels, chez les mâles et les femelles, permet d'apprécier le taux et le sens de la dysharmonie et par suite, l'importance de cette variation.

L'étude de la croissance relative des variants sexuels du *G. Due-*

(1) L'exuvie 15 a été dévorée par l'animal.

beni m'a permis de constater que, chez cette espèce, le coefficient de croissance de chacun d'entre eux est identique, dans les deux sexes, jusqu'au moment où les individus atteignent une taille de 7 millimètres environ (mue 8 ou 9). Par contre, au-dessus de cette taille, il existe pour chacun des variants sexuels un coefficient de croissance caractéristique pour chaque sexe. Le calcul de ces coefficients a été effectué pour un certain nombre d'individus de *G. Duebeni*, provenant de la même portée et élevés dans des conditions aussi semblables que possible ; les uns ont servi de témoins, les autres ont été irradiés. Avec les doses de bromure de Radium et les temps d'irradiation employés, les femelles irradiées sont seules castrées. La comparaison des nombres obtenus pour des mâles normaux, des femelles normales et des femelles dont les ovaires ont été inhibés par irradiation, montre que, à partir de la taille de 7 mm., les coefficients de croissance relatifs aux femelles castrées sont nettement plus élevés que ceux des femelles normales et intermédiaires entre ceux-ci et ceux qui fixent le taux de dysharmonie de ces appendices chez les mâles.

On peut en déduire qu'un ovaire fonctionnel exerce une action empêchante ou inhibitrice sur le développement des variants sexuels et que l'inhibition de l'ovaire libère une possibilité de croissance de ces appendices. On peut objecter que cette augmentation est due à une excitation exercée directement par l'irradiation sur la croissance des variants sexuels. Ceci est peu vraisemblable puisque les mâles irradiés dans les mêmes conditions que les femelles, mais dont les testicules restent fonctionnels, ne montrent pas une semblable augmentation du taux de croissance des appendices correspondants.

A ce sujet, une observation effectuée par DELLA VALLE (1893, pp. 154 et 159) sur *Talorchestia* (= *Orchestia*) *Deshayesei* (AUDOUIN) est assez suggestive. Chez des mâles de cette espèce, l'auteur a observé que la région antérieure du testicule produit des œufs qui évoluent jusqu'à un stade déterminé et finissent par dégénérer sur place. Chez les mâles adultes dit DELLA VALLE, de tels œufs manquent complètement alors qu'ils sont bien développés chez quelques individus qui, bien que de grandes dimensions et ayant d'assez grandes antennes, présentaient des gnathopodes postérieurs de forme juvénile et étaient difficiles à distinguer des femelles. Or, on sait que chez *T. Deshayesei*, le dimorphisme sexuel

porte tout spécialement sur la forme et la taille des gnathopodes de la deuxième paire. L'observation de DELLA VALLE peut être interprétée comme preuve de l'action empêchante exercée par les ovocytes muris dans le testicule, sur le développement des gnathopodes caractéristiques du mâle. Au point de vue du déterminisme des caractères sexuels secondaires cette observation présente encore un autre intérêt ; la présence d'œufs dans le testicule de *T. Deshayesei* peut être assimilée à une greffe précoce d'ovaire chez un mâle et nous renseigne sur le résultat probable d'une expérience de ce genre.

Le calcul des coefficients de croissance du gnathopode 1 et de l'uropode 3 a été effectué également sur un lot de *G. pulex* comprenant des individus sains et d'autres parasités, provenant tous de la même station. Les mâles parasités possèdent des testicules fonctionnels alors que, chez les femelles, la présence des parasites est corrélative d'un arrêt du fonctionnement ovarien. La comparaison des nombres obtenus montre que les variants sexuels des mâles parasités présentent des coefficients de croissance plus faibles que ceux des mâles normaux et, par conséquent, intermédiaires entre ces derniers et ceux qui fixent le taux de dysharmonie de ces appendices chez les femelles normales. Par contre, le taux de croissance de ces appendices, chez les femelles parasitées, ne paraît pas modifié. La diminution du taux de croissance des variants sexuels chez les mâles parasités peut être attribuée à une action empêchante exercée par le parasite, action comparable à celle que j'ai mise en évidence, pour l'ovaire fonctionnel, chez les femelles normales de *G. Duebeni*. Cette action empêchante commune à l'ovaire et au parasite est inhérente au métabolisme réalisé par chacun d'eux et, à ce point de vue, ovaire et parasite se révèlent comme équivalents.

L'équivalence constatée entre l'action du parasite et celle d'un ovaire fonctionnel permet de comprendre pourquoi les femelles de *G. pulex* castrées par *P. minutus* ne présentent pas de modifications du taux de croissance des variants sexuels ; dans ce cas, le parasite paraît se substituer à l'ovaire pour maintenir leur taux normal de croissance. Mais, si au point de vue de la différenciation des variants sexuels, le parasite peut être considéré comme exerçant une action équivalente à celle de l'ovaire, il n'en est pas de même lorsqu'il s'agit du déterminisme de la formation des soies

ovigères. Nous avons vu, en effet, que les femelles de *G. pulex* castrées par des larves de *P. minutus* présentent des oostégites dépourvus de soies.

En ce qui concerne les modifications du taux normal de croissance des variants sexuels, j'ai donc observé d'une part, une augmentation de ce taux chez les femelles irradiées et stériles de *G. Duebeni* et d'autre part, une diminution de ce taux chez les mâles de *G. pulex* parasités par *P. minutus*. Dans les deux cas, les individus ont un aspect intersexué. Mais nous avons vu, du moins pour les femelles irradiées et stériles de *G. Duebeni*, que les phénomènes d'intersexualité présentés par les variants sexuels se limitent à une question de taille relative et n'intéressent ni la forme, ni l'ornementation.

Un certain nombre de cas d'intersexualité sont déjà connus chez les Gammariens ; ils ont été étudiés par E. W. SEXTON et J. S. HUXLEY (1921), E. W. SEXTON (1924) et se rapportent tous au *Gammarus Chevreuxi*. Les individus intersexués observés par ces auteurs sont apparus spontanément dans leurs élevages, à côté de nombreux individus normaux, ou bien ont été récoltés dans la nature. Les auteurs précisent que ces individus ne sont ni parasités ni malades et qu'ils effectuent leurs mues normalement. De nombreuses femelles intersexuées ont été décrites et seulement quelques mâles. Ces derniers restent de petite taille et ne présentent donc jamais un complet développement de leurs caractères sexuels secondaires ; l'état de leurs gonades n'a pas été indiqué. Les femelles intersexuées atteignent une taille supérieure à celle des plus grandes femelles normales et présentent des modifications de leurs variants sexuels et en particulier de leurs gnathopodes. Il était intéressant de comparer les modifications présentées par ces appendices, à celles que j'ai observées pour ceux des femelles de *G. Duebeni* castrées par irradiation. La comparaison rigoureuse des figures du travail de E. W. SEXTON (1924, pl. XVIII-XXI) et des miennes (Pl. II) montre, qu'au point de vue morphologique, il n'y a pas de différence essentielle entre les modifications présentées par les femelles intersexuées appartenant à ces deux espèces. Dans les deux cas, la taille relative du propode des gnathopodes des femelles intersexuées est supérieure à celle qui est atteinte chez les femelles normales et par suite, les soies et les épines qui les ornent sont d'un plus fort calibre et ressemblent à celles des mâles. Par contre, les

gnathopodes de ces femelles ne présentent pas les épines tronquées caractéristiques de ceux des mâles normaux adultes, bien qu'ils atteignent une taille à laquelle les appendices de ces derniers en sont pourvus et la forme de leur bord palmaire reste analogue à celle du bord palmaire des gnathopodes des femelles normales. SEXTON dit, en effet, que les femelles de *G. Chevreuxi*, aussi masculinisées qu'elles puissent être ne présentent jamais, sur le bord palmaire de leurs gnathopodes, les épines tronquées ou les soies recourbées ⁽¹⁾ qui caractérisent le mâle ; j'ai fait précédemment une observation du même ordre pour les femelles irradiées de *G. Duebeni*.

Les femelles intersexuées de *G. Chevreuxi* apparues spontanément dans des élevages ou récoltées dans la nature, sont donc comparables à celles que j'ai obtenues expérimentalement en castrant par des irradiations précoces les femelles de *G. Duebeni*.

Or, SEXTON et HUXLEY ont signalé que chez les femelles intersexuées qu'ils ont décrites, on ne trouve jamais un ovaire bien développé. Ces auteurs, cherchant à établir la cause des anomalies observées chez ces femelles, ont émis l'hypothèse qu'elles sont bien, génétiquement, des femelles qui, pour une cause inconnue et à partir d'un point de virage, se sont développées dans le sens mâle.

Nous avons vu que, chez les femelles irradiées de *G. Duebeni*, les modifications des variants sexuels peuvent être attribuées aux variations du métabolisme consécutives à l'inhibition des ovaires. Ceci permet de supposer que les caractères d'intersexualité présentés par les variants sexuels des femelles de *G. Chevreuxi* pourraient être dus à l'insuffisance corrélatrice du fonctionnement ovarien constaté par les auteurs, plutôt qu'à la cause ayant occasionné cette déficience.

En résumé, chez les Gammariens, les caractères sexuels secondaires qui font l'objet de cette étude, relèvent de déterminismes différents. La formation des soies ovigères dépend directement du fonctionnement ovarien et, en particulier, des phénomènes de vitel-

(1) Les soies recourbées dont parle E. W. SEXTON sont spéciales aux mâles de *G. Chevreuxi*.

logénèse ; ces derniers semblent être le point de départ de l'élaboration et de la mise en liberté dans le sang d'une substance qui agit spécifiquement sur les oostégites pour conditionner la formation de ces soies. Par contre, le développement des oostégites, sous leur forme lisse, paraît indépendant du fonctionnement ovarien.

La différenciation des variants sexuels, au point de vue de la croissance relative, est en rapport avec le métabolisme général de l'individu. Chez les femelles, le fonctionnement ovarien intervient d'ailleurs, par son influence sur le métabolisme général, comme facteur d'inhibition sur la croissance des variants sexuels.

Chez les mâles, cette étude n'a mis en évidence aucune action du testicule sur les caractères sexuels secondaires. Du fait que les mâles parasités, dont les gonades restent fonctionnelles, présentent une diminution du taux de croissance des variants sexuels, il serait prématuré de conclure que les testicules sont sans action sur les caractères sexuels secondaires de cet ordre. On peut dire seulement qu'il existe une certaine indépendance entre le fonctionnement des testicules et la différenciation des variants sexuels.

Au début de la seconde partie de ce travail, j'ai exposé l'état de la question du déterminisme des caractères sexuels secondaires chez les Crustacés et, en particulier, chez les Décapodes et les Isopodes sur lesquels portent la plupart des observations concernant ce sujet. Je rappellerai que, chez les Décapodes, on a mis en évidence l'existence d'un certain nombre de caractères sexuels secondaires déterminés par le métabolisme et que, chez certains Isopodes (*Asellus aquaticus*), on a montré que les modifications des organes de l'incubation sont conditionnées directement par le fonctionnement ovarien. On voit donc, par les résultats obtenus chez les Amphipodes Gammariens, que ces deux modes de conditionnement ne sont pas incompatibles et peuvent coexister. D'ailleurs, chez les Décapodes, il semble bien qu'il existe également des caractères sexuels secondaires dont la différenciation dépend directement des gonades. On a constaté en effet dans certains cas, chez les femelles, l'existence d'une étroite corrélation entre le développement de caractères sexuels secondaires en rapport avec l'incubation et le fonctionnement ovarien. C'est en particulier le cas, chez les femelles de *Palemoninae* (SOLLAUD, 1922), des soies qui sont situées sur les pléopodes antérieurs et auxquelles se fixent les œufs à la sortie des

oviductes. Enfin, chez des Isopodes autres que les Aselles de semblables corrélations ont été observées par VANDEL (1924). Cet auteur a montré que le cycle évolutif des oostégites chez *Trichoniscus provisorius* et *T. biformatus*, *Ligidium hypnorum*, *Philoscia muscorum* correspond exactement au cycle de maturation des œufs dans l'ovaire.

RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS GÉNÉRALES

Ce travail est une contribution à l'étude de la sexualité chez les Gammariens. Mes recherches portent, presque pour la totalité, sur une espèce habitant l'eau saumâtre : *Gammarus Duebeni* LILLJ. Avant d'aborder cette étude, je décris ma technique d'élevage de cette espèce et j'indique la méthode de mesure que j'ai utilisée au cours de ces recherches.

La première partie du mémoire est relative à quelques points de la biologie du *G. Duebeni*.

Dans le premier chapitre, j'étudie le processus de la mue et la croissance des individus au cours des mues successives. La mesure de la longueur totale de séries d'exuvies de mâles et de femelles, provenant de la même portée et élevés dans des conditions aussi semblables que possible, m'a permis d'établir, qu'à partir d'un stade et d'un âge déterminés, la croissance totale du corps se fait différemment dans les deux sexes. Ces mesures montrent en outre, que les longueurs moyennes des 13 premières exuvies des femelles et des 8 premières exuvies des mâles peuvent se déduire, approximativement, des termes d'une progression géométrique de raison 1,16 et de premier terme 1,9.

Le second chapitre est consacré à l'étude des phénomènes de la reproduction. Ces phénomènes se succèdent dans l'ordre suivant : appariage, mue de la femelle, émission du sperme; aussitôt après, le mâle abandonne la femelle et la ponte s'effectue. La ponte est indépendante de l'appariage et de l'émission du sperme, mais elle est étroitement liée à la mue de la femelle. Les spermatozoïdes sont projetés par le mâle dans la chambre incubatrice de la femelle, au niveau des orifices génitaux, mais ils ne pénètrent pas dans les oviductes; ils sont agglutinés par une substance muqueuse dont j'attribue la sécrétion à la région proximale du canal déférent. Chez les femelles, j'ai constaté que la ponte est accompagnée de l'émis-

sion d'une substance albuminoïde qui englobe les œufs dans deux sacs clos situés dans la chambre incubatrice. Cette sécrétion est produite par une paire de glandes volumineuses annexées à l'appareil génital femelle; l'existence de ces glandes n'avait jamais été signalée jusqu'alors. Les sacs ovigères protègent les œufs pendant leur maturation, puis ils disparaissent. A ce moment, les spermatozoïdes également délivrés de la substance agglutinante viennent au contact des œufs. J'ai suivi les phénomènes cytologiques de la maturation, afin d'établir leur synchronisme par rapport aux phénomènes externes de la reproduction; les divisions de maturation débudent dans l'ovaire et se poursuivent, après la ponte, dans la chambre incubatrice. J'ai pu ainsi préciser qu'au moment où les œufs sortent des oviductes, ils sont au stade de métaphase de la première division de maturation et que le spermatozoïde pénètre dans l'œuf seulement vers la fin de la seconde cinèse de maturation. Ces faits n'avaient jamais été observés chez les Amphipodes.

Dans le troisième chapitre, j'ai réuni un certain nombre d'observations relatives à l'évolution de l'œuf dans la chambre incubatrice. J'ai montré qu'il se produit un accroissement considérable du volume de l'œuf au cours du développement embryonnaire. L'examen d'œufs de *G. Duebeni* sur le point d'éclore m'a permis de déceler l'existence, sous le chorion de l'œuf, de deux cuticules ou exuvies embryonnaires. La première, la plus externe, est appliquée contre le chorion de l'œuf dont elle épouse la forme; elle n'avait jamais été signalée jusqu'ici. La seconde, déjà connue, présente, au niveau de chacun des deux lobes du telson de l'embryon, une paire de dents chitineuses auxquelles j'attribue le rôle d'appareil de rupture vis-à-vis du chorion et de la première cuticule embryonnaire, au moment de l'éclosion. L'existence de ces dents de rupture est un fait nouveau, pour les Gammariens. Enfin, contrairement à ce qui a été admis pour certains Crustacés (*Argules*), mes recherches me permettent de dire que l'organe dorsal qui existe chez les embryons de *G. Duebeni* ne joue aucun rôle dans l'éclosion.

Dans la seconde partie de ce mémoire, j'expose l'ensemble de mes recherches sur le déterminisme des caractères sexuels secondaires chez les Gammariens.

Avant d'aborder l'étude de ce problème, je résume, sous forme de considérations préliminaires, nos connaissances sur le déterminisme des caractères sexuels secondaires, chez les Crustacés.

Dans le chapitre IV, je montre ensuite, comment se présente la question du dimorphisme sexuel chez les Gammariens et je précise la nature des caractères sexuels secondaires sur lesquels portent mes recherches. Je me suis limitée d'une part, à l'étude des oostégites et d'autre part, à l'étude des appendices que l'on peut considérer comme variants sexuels. En ce qui concerne les oostégites, j'étudie tout particulièrement le déterminisme de la formation des soies ovigères. Quant aux variants sexuels, ils présentent des phénomènes de dysharmonie de croissance et le dimorphisme sexuel se traduit, pour chacun d'eux, par un taux de dysharmonie caractéristique de chaque sexe; ils offrent en outre, suivant le sexe, des différences de forme et d'ornementation. J'indique brièvement la méthode permettant de déterminer les coefficients de croissance qui fixent le taux de la dysharmonie. Le calcul de ces coefficients permet d'apprécier la variation du taux de dysharmonie des variants sexuels, sous l'influence de certains facteurs et, par suite, d'analyser le déterminisme de leur différenciation.

Dans le chapitre V, j'expose la technique et les résultats de mes expériences de castration, par irradiation au bromure de Radium, des femelles de *G. Duebeni*. La castration de ces femelles se limite d'ailleurs à une inhibition temporaire des ovaires, inhibition que l'on prolonge à volonté en pratiquant de nouvelles irradiations en temps voulu.

J'ai effectué une étude comparative du développement des oostégites et de leurs soies ovigères, chez des femelles normales et des femelles castrées par irradiation. Chez les jeunes femelles de *G. Duebeni*, les oostégites apparaissent normalement, à la mue 8 et les stades sans oostégites sont suivis de 5 stades à oostégites lisses. A partir de la puberté (mue 13), les femelles présentent des oostégites bordés normalement de soies ovigères; chez ces femelles, l'inhibition des ovaires sous l'action de l'irradiation s'accompagne de la disparition de ces soies. La reprise de la ponte, chez les femelles irradiées, est corrélative de la réapparition des soies ovigères. Ces expériences montrent de plus, que des irradiations précoces qui se révèlent efficaces par la suite, par l'inhibition des premières pontes et l'absence de soies ovigères ne modifient en rien le développement des oostégites.

J'étudie ensuite, la différenciation des variants sexuels, au cours de la croissance, chez des individus normaux et des femelles irra-

diées provenant de la même portée et élevés, depuis leur naissance, dans des conditions aussi semblables que possible. La différenciation des variants sexuels débute seulement lorsque les individus ont atteint une taille de 7 millimètres environ. Le calcul des coefficients de croissance effectué pour ces appendices, chez des individus normaux et des femelles irradiées, à partir de cette taille, permet de constater que les nombres obtenus pour ces dernières, sont beaucoup plus élevés que ceux qui caractérisent les femelles normales, et intermédiaires entre ceux-ci et ceux qui fixent le taux de dysharmonie des variants sexuels chez les mâles. Chez les femelles irradiées, l'augmentation du taux de croissance des variants sexuels se traduit, au point de vue morphologique, par une taille relative plus grande; mais, par rapport aux différences sexuelles portant sur leur forme et leur ornementation, ces appendices restent nettement du type femelle.

Le chapitre VI est relatif à mes observations sur des *Gammarus pulex* L., parasités par des larves de *Polymorphus minutus* LUEHE et en particulier à l'influence du parasitisme sur le fonctionnement des gonades et la différenciation des caractères sexuels secondaires. Les individus parasités sont comparés à des individus normaux provenant de la même station. La présence des larves de *Polymorphus* dans la cavité viscérale de *G. pulex* détermine, chez les femelles, l'inhibition des ovaires, alors que, chez les mâles, les testicules continuent à évoluer normalement. Chez les femelles adultes, la stérilité consécutive à la présence du parasite s'accompagne de la disparition des soies ovigères, mais le taux de dysharmonie des variants sexuels ne paraît pas modifié. Chez les mâles, la présence du parasite est corrélative d'une diminution du taux de croissance des variants sexuels par rapport au taux normal.

Le dernier chapitre du mémoire est consacré à la confrontation des résultats obtenus au cours de mes expériences de castration par irradiation de femelles de *G. Duebeni* et de ceux qui proviennent de l'étude d'un certain nombre de *G. pulex* parasités. L'interprétation de ces résultats permet de déduire les conclusions suivantes : Chez les Gammariens, les différences sexuelles que l'on a coutume de réunir sous le nom de caractères sexuels secondaires relèvent de déterminismes différents. En effet, la formation des soies ovigères dépend directement du fonctionnement ovarien et, en particulier, des phénomènes de vitellogénèse; ces derniers semblent être le

point de départ de l'élaboration et de la mise en liberté dans le sang, d'une substance qui agit spécifiquement sur les oostégites pour conditionner la formation de ces soies. Il en est tout autrement de la différenciation des variants sexuels qui, au point de vue du taux de croissance, se révèle comme étant en rapport avec le métabolisme général de l'individu ; à ce sujet, j'ai montré que, chez les femelles, le fonctionnement ovarien intervient, par son influence sur le métabolisme général, comme facteur d'inhibition sur la croissance des variants sexuels. Enfin, ces conclusions m'ont permis de donner une interprétation nouvelle des observations relatives à l'intersexualité chez les Gammariens.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

1928. ABELOOS (M.). — Sur la dysharmonie de croissance chez *Planaria gonoccephala* DUGÈS et sa réversibilité au cours du jeûne. *C. R. Soc. de Biol.*, 98, p. 917.
1930. ABELOOS (M.). — Recherches expérimentales sur la croissance et la régénération chez les Planaires. *Bull. Biol. de la France et de la Belgique*, 64, pp. 1-140.
1863. BATE (CH. SF.) et WESTWOOD (J. O.). — British sessile-eyed Crustacea. *Vol. 1.*
1922. BLEGVAD (H.). — On the Biology of some danish Gammarids and Mysids. *Report. Dan. Biol. Stat.*, 28, Copenhagen.
1926. BOURDIN (J.). — Le mécanisme de l'éclosion chez les Téléostéens. *C. R. Soc. de Biol.*, 95, pp. 1149, 1183, 1239, 1242.
- 1890-91. BOVALLIUS (C.). — The Oxycephalids. *Nova Acta reg. Soc. Scient. Upsal*, sér. 3, 4, pl. XIV.
1929. CAROLI (E.). — La muta nelle *Upogebia* ospite di *Gyge*. *Arch. Zool. Ital.*, 13, 489-92.
1908. CAULLERY (M.). — Recherches sur les *Lirioipsidae*. *Mitth. Zool. Stat. Neapel*, 18.
1922. CAULLERY (M.). — Le parasitisme et la symbiose. *Encyclopédie scient.* Doin, Paris.
1924. CHAMPY (CH.). — Sexualité et Hormones. Doin, Paris.
1929. CHAMPY (CH.). — La croissance dysharmonique des caractères sexuels accessoires. Son importance biologique. Applications pratiques de ses lois. *Ann. Sc. Nat. sér. 10, Zool.*, 12, pp. 193-244.
1925. CHEVREUX (ED.) et FAGE (L.). — Faune de France. 9, Amphipodes. LECHEVALIER, Paris.
1921. COURRIER (R.). — Sur le déterminisme des caractères sexuels secondaires chez les Arthropodes. *C. R. Ac. des Sc.*, 173, p. 668.
1928. DAWYDOFF (C.). — Traité d'Embryologie comparée des Invertébrés. Masson éd. Paris.
1893. DELLA VALLE (A.). — Gammarini del Golfo di Napoli. Berlin.
1932. FAGE (L.). — Les branchies accessoires, les oostégites et la sexualité des Cyames. *Soc. Ent. de France, livre du Centenaire*, p. 127.
- 1886-1904. GIARD (A.). — La castration parasitaire. Dans *Œuvres diverses*, I, 1911, pp. 238-345. Laboratoire d'Evolution des Êtres organisés. Paris.
1932. GRAVIER (CH.). — La ponte et l'incubation chez les Crustacés. *Ann. Sc. Nat. Zool.*, sér. 10, 14, pp. 303-419.
1892. HAECKER (V.). — Die Eibildung bei *Cyclops* und *Canthocamptus*. *Zool. Jahrb. Jena*, 5.
1926. HAEMMERLI-BOVERI (Mme V.). — Ueber die Determination der sekundären Geschlechtsmerkmale (Brutsackbildung) der weiblichen Wasserassel durch das Ovar. *Zeitsch. vergleich. Physiol.* Bd., 4, p. 668.

1883. HERRICK. — Heterogenetic development in *Diaptomus*. *American Naturalist*, 17.
1924. HUXLEY (J. S.). — Constant Differential Growth-ratios and their Significance. *Nature*, 114, p. 895.
1932. HUXLEY (J. S.). — Problems of relative Growth. Methuen and Co, Londres.
1928. KUNKEL (B. W.) et ROBERTSON (J. A.). — Contributions to the Study of Relative Growth in *Gammarus Chevreuxi*. *Mar. Biol. Assoc.*, 15, n° 2, p. 655.
1860. LEREBoullet (H.). — Recherches sur le mode de fixation des œufs aux fausses pattes abdominales chez les Ecrevisses. *Ann. Sc. Nat. Zool.*, 14.
1928. LE ROUX (M. L.). — Sur quelques points de la reproduction chez les Crustacés Amphipodes : Les sacs ovigères temporaires, leur formation, leur rôle. *C. R. Ac. des Sciences*, 187, p. 852.
- 1931 a. LE ROUX (M. L.). — Castration parasitaire et caractères sexuels secondaires chez les Gammariens. *C. R. Ac. des Sciences*, 192, p. 889.
- 1931 b. LE ROUX (M. L.). — La castration expérimentale des femelles de Gammariens et sa répercussion sur l'évolution des oostégites. *C. R. Ac. des Sciences*, 193, p. 885.
1931. MOUCHET (S.). — Spermatophores des Crustacés Décapodes Anomoures et Brachyoures et castration parasitaire chez quelques Pagures. Thèse, Paris.
1929. NAVILLE (A.). — Sexualisation des gamètes et gonométrie chez les Myxosporidies. *C. R. Soc. Hist. Nat. Genève*, 46, p. 130.
1880. NEBESKI (O.). — Amphip. Adria. *Arch. Zool. Inst. Wien.*, 3, pp. 24-31.
1928. VAN OORDT (G. J.). — Ueber die Abhängigkeit der Geschlechtsunterschiede von der Geschlechtsdrüse bei der Krabbe *Inachus*. *Zool. Anz.*, 76, 306-310.
1926. PALMER (R.). — The chromosome Complex of *Gammarus Chevreuxi* SEXTON. I. Spermatogénésis. *Quat. Journ. microsc. Sc.*, 70, p. 541.
1879. PÉREZ (J.). — Effets du parasitisme des *Stylops* sur les Apiaires du genre *Andrena*. *Soc. Sc. phys. et nat. de Bordeaux*, 3, sér. 2.
1933. PÉREZ (CH.). — Processus de résorption phagocytaire des oocytes dans l'ovaire chez les *Macropodia* sacculinées. *C. R. Soc. de Biol.*, 112, p. 1049.
- 1909 a. POTTS (F. A.). — Observations on the changes in the common shore-crab caused by *Sacculina*. *Proc. Camb. Phil. Soc.*, 15.
- 1909 b. POTTS (F. A.). — Some phenomena associated with parasitism. *Parasitology*, II, nos 1 et 2, pp. 42-56.
1906. POTTS (F. A.). — The modification of the sexual characters of the hermit crab caused by the parasite *Pellogaster*. *Quat. Jour. microsc. Sc.*, 50, N. Sér.
1917. PRZIBRAM (H.). — Transitäre Scherenformen der Winkerkrabbe *Gelasimus pugnax*. *Arch. F. Entwickl. mech.*, 43, p. 47.
1926. PYATAKOV (M. L.). — The Dorsal Organs of *Argulus* and their relation to the hatching of the Larva. *Quart. Journ. microsc. Science*, 70, p. 159.
1930. RADU (V.). — Structure histologique et cytologique du canal déférent chez *Armadillidium vulgare*. *LATR. Arch. Zool. exp.*, 70, N. et R. I.
1926. REMOTTI (E.). — Le mécanisme de l'éclosion chez les Téléostéens. *C. R. Soc. de Biol.*, 96, p. 750.
1912. ROBSON (G. C.). — The effect of *Sacculina* upon the fat metabolism of its host. *Quart. Journ. microsc. Science, N. Sér.*, 57, p. 267.

1895. RÜCKERT (J.). — Ueber das Selbständigbleiben der väterlichen und mütterlichen Kernsubstanz während der ersten Entwicklung des befruchteten Cyclops-Eies. *Arch. mikros. Anat.*, 45, 3.
1913. SEXTON (E. W.) et MATTHEWS (A.). — Notes on the Life History of *Gammarus Chevreuxi*. *J. Mar. Biol. Ass.*, 9, n° 4.
1921. SEXTON (Mrs E. W.) et HUXLEY (J. S.). — Intersexes in *Gammarus Chevreuxi* and Related Forms. *J. Mar. Biol. Ass.*, 12, n° 3, p. 506.
1924. SEXTON (Mrs E. W.). — The moulting and Growth-stages of *Gammarus* with Descriptions of the Normals and Intersexes of *G. Chevreuxi*. *J. Mar. Biol. Ass.*, 13, n° 2, p. 340.
- 1910-1913. SMITH (G.). — Studies in the experimental analysis of sex. *Quat. Journ. microsc. Sc.*, vol. 54-59.
1912. SMITH (G.). — Sexual changes in the blood and liver of *Carcinus menas*. *Quat. Journ. microsc. Sc.*, 57.
1922. SOLLAUD (Ed.). — Recherches sur l'embryogénie des Crustacés Décapodes de la sous-famille des *Palemoninae*. *Bull. Biol. de la France et de la Belgique*, suppl. 5.
1888. STAMATI (G.). — Sur l'opération de la castration chez l'Ecrevisse. *Bull. Soc. Zool. de France*, 13, p. 188.
1931. TEISSIER (G.). — Recherches morphologiques et physiologiques sur la croissance des Insectes. *Travaux de la Station Biol. de Roscoff*, 9.
1923. TERAÖ (A.). — Zu Pyatokovs Entdeckung eines Dorsalorgans bei *Potamobius*. *Zool. Anz.*, 65, p. 1.
1930. TUCKER (B. W.). — On the effects of an Epicaridan parasite, *Gyge branchialis* on *Upogebia littoralis*. *Quat. Journ. microsc. Sc.*, 74, pp. 1-118.
1924. VANDEL (A.). — Le déterminisme du développement des oostégites des Isopodes et des caractères sexuels temporaires des Crustacés. *C. R. Acad. des Sciences*, 178, p. 974.
1925. VANDEL (A.). — Recherches sur la sexualité des Isopodes. Les conditions naturelles de la reproduction chez les Isopodes terrestres. *Bull. Biol. de la France et de la Belgique*, 59, p. 317.
1928. VANDEL (A.). — La parthénogénèse géographique. Contribution à l'étude biologique et cytologique de la Parthénogénèse Naturelle. *Bull. Biol. de la France et de la Belgique*, 62, p. 164.
1925. WEBER (A.). — Mécanisme de la rupture de l'opercule branchial lors de la métamorphose des Batraciens Anoures. *C. R. Ac. des Sciences* 181, p. 47.
1928. WILSON (Ed. B.). — The Cell in Development and Heredity *Macmillan Company*, New-York, 3^e éd.
1926. WINTREBERT (P.). — L'éclosion de la Perche (*Perca fluviatilis* L.). *C. R. Soc. de Biol.*, 95, p. 1146.

DEUXIÈME THÈSE

PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ

1^o Terrains primaires de Normandie.

2^o Influence du milieu sur la différenciation des appareils de reproduction chez les végétaux.

VU ET APPROUVÉ :

Paris, le 21 février 1933.

Le doyen de la Faculté des Sciences,

CH. MAURAIN.

VU ET PERMIS D'IMPRIMER :

Le Recteur de l'Académie de Paris,

S. CHARLÉTY.

PLANCHE I

EXPLICATION DE LA PLANCHE I ⁽¹⁾

G. Duebeni. Maturation et fécondation de l'œuf.

Fig. 1. — Prophase I. $\times 2.000$.

Fig. 2. — Métaphase I. $\times 2.200$.

Fig. 3. — Anaphase I. $\times 2.200$.

Fig. 4. — Anaphase II et premier globule polaire. $\times 2.200$.

Fig. 5. — a) pronucléus femelle et second globule polaire. b) pronucléus mâle. $\times 900$.

Fig. 6. — Accolement des pronucléi. $\times 1.100$.

Première division de segmentation.

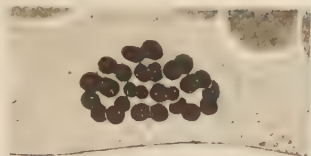
Fig. 7. — Prophase. $\times 2.200$.

Fig. 8. — Métaphase. $\times 2.200$.

Fig. 9. — Début d'anaphase en coupe équatoriale. $\times 2.200$.

Ces trois stades montrent l'état gonométrique du noyau.

(¹) Les figures de cette planche ont été reproduites après une réduction de $1/5^e$ environ. Les lettres *a* et *b* indiquent que le matériel nucléaire d'un œuf se trouve dans deux coupes successives.



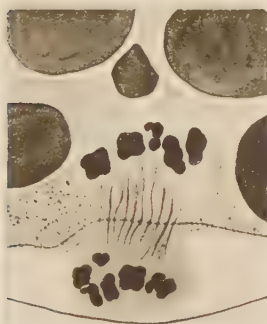
1



a



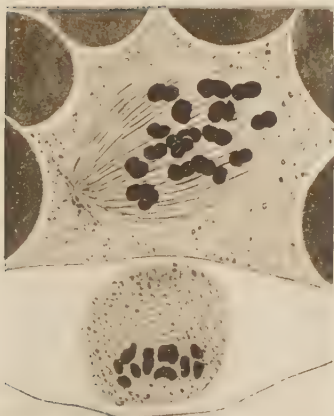
b



a



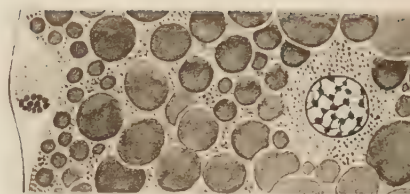
b



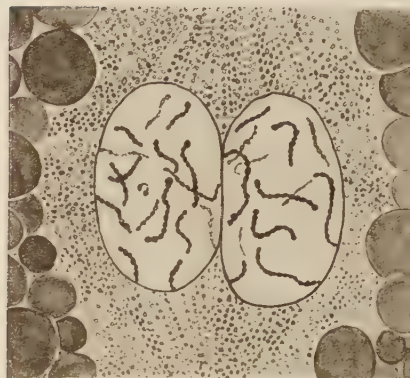
a



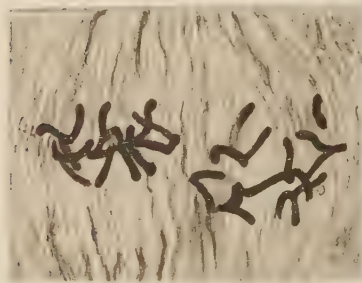
b



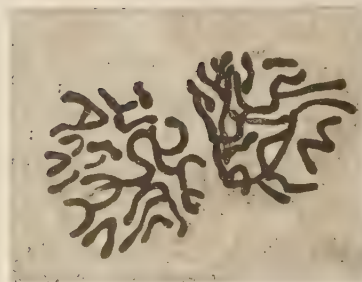
a



6



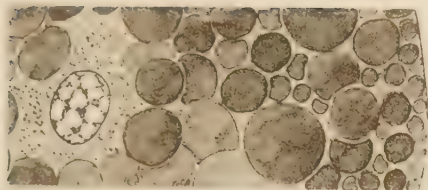
8



9

Planche I

5



b



7

PLANCHE II

EXPLICATION DE LA PLANCHE II

G. Duebeni. Comparaison des gnathopodes d'individus normaux et irradiés.

G₁ et G₂, ♂ 156 N. — Gnathopodes 1 et 2 d'un mâle normal de 12 millimètres de longueur, âgé de 105 jours.

G₁ et G₂, ♀ 136 I. — Gnathopodes 1 et 2 d'une femelle irradiée de 12 millimètres de longueur, âgée de 138 jours.

G₁ et G₂, ♀ 175 N. — Gnathopodes 1 et 2 d'une femelle normale de 12 millimètres de longueur, âgée de 134 jours.

G'₁ et G'₂, ♂ 156 N. — Gnathopodes 1 et 2 d'un mâle normal de 9 mm. 5 de longueur, âgé de 75 jours.

s. p. série palmaire de soies, e. t. épine tronquée, a. p. angle palmaire.
Toutes ces figures ont été faites au même grossissement. × 52.



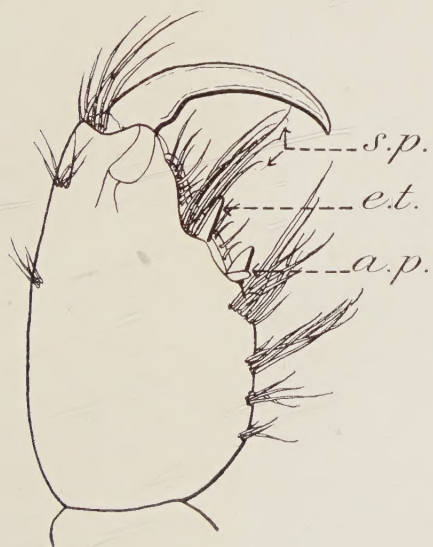
$G_2 \text{ } \sigma \text{ } 156. N.$



$G_2 \text{ } \text{ } \text{ } 136. I.$



$G_2 \text{ } \text{ } \text{ } 175. N.$



$G_1 \text{ } \sigma \text{ } 156. N.$



$G_1 \text{ } \text{ } \text{ } 136. I$



$G_1 \text{ } \text{ } \text{ } 175. N.$



G'_2 ♂ 156. *N.*



G'_1 ♂ 156. *N.*

